

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

FAKULTA HUMANITNÍCH STUDIÍ

Katedra obecné antropologie

Bc. Tereza Roubalová

**Ontogeneze vokalizace papoušků šedých
ve srovnání s člověkem**

Diplomová práce

Vedoucí práce: **Mgr. et Mgr. Jitka Lindová, PhD.**

Praha 2016

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem práci vypracovala samostatně. Všechny použité prameny a literatura byly řádně citovány. Práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze dne 2. 5. 2016

Tereza Roubalová

Poděkování

Ráda bych tímto poděkovala vedoucí této práce Mgr. Jitce Lindové, PhD. za návrh na velmi podnětné a zajímavé téma a za udílení rad, díky nimž mohla být tato práce dovedena do konce. Dále bych chtěla poděkovat Denise Kovácsové za ochotu a pomoc při kategorizaci a také Kristýně Kubáčové za zasvěcení do dat. Poděkování patří také mé rodině za neustálou podporu.

Abstrakt

Lidská řeč bývá považována za jedinečný prostředek komunikace. Počátky lidské vokalizace, které k řeči vedou, však vykazují vzorce či principy, které se objevují i ve zvířecí komunikaci. Mezi lidmi a zvířaty byly odhaleny podobnosti v sociálním uspořádání, na nervové úrovni, v kognitivních schopnostech i ve funkci vokální signalizace. Rozvinutou vokalizací mají ovšem k lidem v těchto ohledech blíže ptáci a konkrétně papoušci než primáti. Vokální ontogeneze však byla, alespoň na papoušcích, zkoumána jen okrajově, a proto se stala tématem této práce. Papoušci šedí (*Psittacus erithacus*) vykazují vysokou úroveň kognitivních schopností a jsou tak vhodným druhem pro srovnání s člověkem. Cílem práce tedy bylo zmapovat raný vokální vývoj papoušků šedých do 11. týdnů věku a ten posléze teoreticky porovnat s raným vokálním vývojem dětí. Repertoár byl mapován pomocí videonahrávek čtyř mládřat neochočených papoušků šedých, které vlastní FHS UK v Praze. Nahrávky byly poslechově a vizuálně analyzovány přes audio software Sound Forge Pro 11 a Sound Forge Audio Studio 10. Po zmapování vokalizace jsme pomocí stádiových modelů teoreticky srovnaly vývoj rané vokalizace dětí a papoušků. V repertoáru papoušků jsme identifikovaly několik typů volání a našly jsme i několik vokalizačních kontextů. V komparaci vývoje vokalizací jsme objevily podobné trendy.

Klíčová slova: ontogeneze vokalizace, papoušek šedý, *Psittacus erithacus*, vývoj dětské vokalizace

Abstract

Human speech is considered to be unique means of communication. The beginnings of human vocalization, which develops into the speech, however, have some patterns or principles which can also be found in animal communication. It has been discovered that there are similarities between humans and animals in terms of social organization, neural control, cognition and function of vocal signals. Moreover, it seems that birds, parrots specifically, have closer parallels with humans in these respects than with other primates. Vocal ontogeny was, however, at least in parrots, investigated only marginally. Therefore it has become the subject of this study. African grey parrots (*Psittacus erithacus*) show a wide range of cognitive abilities and are thus suitable species for comparison with humans. The aim of this study was to map the early vocal development of African grey parrots until age of 11 weeks. Then it was possible to compare it theoretically with the early vocal development of children. The repertoire was mapped using video recordings of four fledglings of feral African grey parrots, which are in possession of FHS UK Prague. The recordings were analysed acoustically and visually with audio software Sound Forge Pro 11 and Sound Forge Audio Studio 10. After identifying the repertoire we used stage models of vocal development to theoretically compare the development of early vocalizations in children and parrots. We identified several types of calls in the repertoire of parrots and we also found several vocalisation contexts. Regarding the comparison of vocal development, we have discovered that there are similar trends.

Key words: vocal ontogeny, African grey parrot, *Psittacus Erithacus*, infant vocalization development

Obsah

Abstrakt.....	1
Abstract.....	2
Obsah.....	3
1. Úvod.....	5
2. Teoretické pozadí.....	6
2.1 Raná dětská vokalizace.....	6
2.1.1 Vrozené a naučené v lidské vokalizaci.....	6
2.1.1.1 Vrozená dětská vokalizace a její vývoj.....	7
2.1.1.1.1 Vrozená úzkostná vokalizace: pláč.....	8
2.1.1.1.2 Vrozená spokojená vokalizace: broukání a smích.....	8
2.1.1.1.3 Vokalizace na pomezí vrozeného a naučeného: žvatlání.....	10
2.1.1.2 Rozvíjení repertoáru učním.....	12
2.1.2 Podobnosti a odlišnosti v lidské a zvířecí vokalizaci.....	14
2.1.3 Modely stádiového vývoje rané dětské vokalizace.....	17
2.1.3.1 Problematizace stádiových modelů.....	20
2.1.3.2 Použití stádiových modelů na porovnání s papoušky.....	22
2.2. Papoušci jako sociální a vokální druh.....	24
2.2.1 Socialita papoušků.....	24
2.2.2 Vokalizace papoušků: Kategorizace vokalizací.....	26
2.2.2.1 Repertoár přirozené vokalizace dospělých papoušků šedých.....	29
2.2.3 Vokalizace papoušků: Vrozené a naučené.....	31
2.2.3.1 Primární vokalizační situace – žadonění.....	32
2.2.4 Vokalizace papoušků: Papoušek šedý Alex a jeho učení.....	35
2.2.5 Vokální ontogeneze papoušků.....	36
2.2.5.1 Faktory ovlivňující změny ve vokalizaci papoušků.....	37
2.2.5.2 Paralelnost vokálního vývoje papoušků a dětí.....	37
2.3 Předpoklady a účel komparace vývoje vokalizace.....	38
3. Cíle.....	39
4. Metodologie posuzování repertoáru.....	40
4.1 Subjekty a prostředí.....	40
4.2 Nahrávání vokalizací.....	40
4.3 Analýza nahrávek.....	42
4.3.1 Primární prozkoumání nahrávek.....	42
4.3.2 Hlubší analýza – rozdělení zvuků.....	43
4.3.3 Rozdělování do kategorií.....	44

4.3.4 Omezení analýzy dat.....	46
5. Výsledky	47
5.1 Druhy mláděcích volání.....	47
5.1.1 Žadonění	48
5.1.2 Pípání	51
5.1.3 Trylky.....	53
5.1.4 Šumové zvuky – vrzy	56
5.1.5 Hybridní zvuky	58
5.1.6 Spolehlivost kategorizace zvuků	65
6. Kvalitativní pozorování repertoáru papoušků šedých a jeho interpretace	67
6.1 Celkový vývoj repertoáru v čase	67
6.1.1 Milníky vývoje vokalizace.....	67
6.1.2 Porovnání individuální vokalizace papoušků	68
6.2 Kontexty užití vokalizace	68
6.3. Rozložení vokalizace během dne.....	72
7. Komparace vývoje rané vokalizace dětí a papoušků šedých	73
7.1 Srovnání stádiových modelů vývoje vokalizace u dítěte a mlád'at papouška šedého	73
7.1.1 Paralely v raném vokálním vývoji dětí a papoušků šedých.....	74
7.1.2 Vokální hra a brumlání	76
8. Diskuse.....	78
8.1 Diskuse o výsledcích mapování repertoáru a vývoje vokalizace papoušků šedých ..	78
8.1.1 Kategorizace repertoáru	78
8.1.2 Ontogeneze repertoáru papoušků šedých a její individuální odlišnosti.....	81
8.1.3 Určování kontextů vokalizace	82
8.2 Diskuse o výsledcích komparace vývoje vokalizace papoušků šedých a rané dětské vokalizace	83
8.3 Limity práce.....	85
8.3.1 Limity dat.....	85
8.3.2 Limity metodologie.....	85
8.4 Podněty pro další výzkum.....	86
9. Závěr	88
Literatura.....	89

1. Úvod

Lidský jazyk a řeč jsou unikátními komunikačními systémy. Rané fáze lidské vokalizace, které mimo jiné k řeči vedou, však vykazují vzorce či principy, které se objevují i u zvířat. Mezi lidmi a zvířaty byly již dříve nalezeny paralely v sociální struktuře i v kognitivních schopnostech. Konkrétně papoušci se vyznačují sociálním životem ve fission-fusion skupinách (Giret, 2012; Parr a Juniper, 2010 s. 22-23), ve kterých žije i člověk. Jejich kognitivní a vokální schopnosti jsou již mnoho let předmětem vědeckého zájmu. Snad nejrozvinutější kognitivní schopnosti mají podle výzkumů právě papoušci šedí (*Psittacus erithacus*), z nichž se největší pozornosti dostalo papoušku Alexovi (Pepperberg, 1999; 2006a; 2006b; 2010). Mimoto se papoušci zřejmě také vyznačují přechodem od vrozeného repertoáru k repertoáru sociálně naučenému a podobně jako lidé rozvíjí svůj repertoár celoživotním učením (Giret, 2012; Hall et al., 1997; May, 2004). To činí papoušky šedé vhodnými kandidáty na další srovnání s člověkem i v oblasti vokální produkce. Jejich schopnost imitace lidské řeči již byla zevrubně studována (viz Pepperberg), přirozené vokalizaci papoušků šedých však byla věnována podstatně menší pozornost (například Giret, 2012; May, 2004). Vokální ontogeneze papoušků šedých studována nebyla, a proto ji zde pro účely srovnání bylo potřeba nejprve zmapovat.

Srovnání rané vokální ontogeneze dětí a vokálního vývoje u papoušků může pomoci odhalit podobnosti ve vývoji, a tudíž poukázat na aspekty, které by mohly být klíčové při rozvoji řeči a které jsou naopak typické pro komplexní vokální druhy s celoživotním učením obecně.

2. Teoretické pozadí

2.1 Raná dětská vokalizace

2.1.1 Vrozené a naučené v lidské vokalizaci

Lidským komunikačním prostředkem je řeč, potažmo jazyk. Než je ale dítě zvládne, používá preverbální vokalizace, které jsou z větší části vrozené. Vrozený vokalizační repertoár je tím, co člověka spojuje s ostatními vokalizujícími druhy (Janik a Slater, 2000; Petkov a Jarvis, 2012). Třemi základními preverbálními typy vokalizace jsou pláč, broukání a žvatlání, přičemž první dva jsou zcela vrozené a děti je produkují brzy po narození (Ling, 2014). U žvatlání je vrozená alespoň základní predispozice, o čemž svědčí studie na hluchých dětech (Oller a Eilers, 1988; Stoel-Gammon a Otomo, 1986). Pláč má signální funkci, má upozornit pečující osoby na to, že se dítě nachází v úzkostné situaci a vyžaduje péči (LaGasse et al., 2005). Naproti tomu broukání by mělo být spojeno s pocitem spokojenosti a štěstí (Hall et al., 1997; Snow a McGaha, 2002 s. 172). Při žvatlání již děti produkují hlásky, které se podobají řeči (Oller et al., 1999; Snow a McGaha, 2002 s. 172; Stark, 1980). Podle studií se zdá, že aby mohly děti správně rozvíjet vrozený preverbální repertoár a postupně si osvojit řeč a jazyk, musí projít procesem socializace (Goldstein a Schwade, 2008).

O tom, které a jak jsou preverbální vokalizace zásadní pro další vývoj řeči se stále vedou diskuse. Autoři se shodují na tom, že zásadní roli hraje především žvatlání (Oller et al., 1999; Snow a McGaha, 2002 s. 173; Stark, 1980). V případě pláče a broukání taková shoda nepanuje. Tyto vokalizace jsou obvykle označovány za neřečové a někteří autoři je do preverbálního vývoje nezařazují (např. Oller et al., 1999). Na druhou stranu jiní autoři je do vývoje řeči zařazují a pokládají je za důležité, i přesto, že je nadále označují jako neřečové vokalizace (např. Hall et al., 1997; Nathani et al., 2006; Snow a McGaha, 2002 s. 173; Stark, 1980). Studie Wermke et al. (2002) podporuje zařazení pláče a argumentuje tím, že by pláč měl dítěti již v prvních měsících umožňovat prozkoumávat možnosti jeho těla, včetně artikulačního ústrojí a vokálního traktu, což vytváří základy pro další vývoj. Broukání a žvatlání se, dle studií, objevují v dalších vývojových fázích ihned po pláči, ve kterých dítě postupně získává čím dál větší kontrolou nad celým vokálním systémem a vokalizace se zároveň ve své struktuře čím dál více podobají řeči (Hall et al., 1997; Oller et al., 1999; Snow

a McGaha, 2002 s. 173). Právě to by mělo propojovat pláč, broukání i žvatlaní a činit je důležitou součástí preverbálního vývoje.

V této práci nás zajímají především preverbální vokalizace, tedy vokalizace, které vedou k řeči a vrcholí prvními slovy, z toho důvodu, že jde zřejmě o první ontogenetické kroky ve vývoji k dospělému komunikačnímu repertoáru, tedy k řeči. Zohlednění nejranějších posunů ve vývoji vokalizace je stěžejní pro účely srovnání vývoje vokalizace u dvou druhů, ke kterému tato práce také směřuje.

Následující podkapitoly se podrobněji zabývají nejprve vrozenými vokalizacemi a jejich využitím pro komparaci vývoje vokalizace. Dále navazuje rozvíjení vrozeného repertoáru učením.

2.1.1.1 Vrozená dětská vokalizace a její vývoj

Přestože bývají obecně rozlišovány tři základní preverbální vokalizace, které jsem uvedla výše, podle Scheiner et al. (2002) lze rozeznávat více kategorií vrozených vokalizací. Ti ve svém článku (2002) rozlišili 11 typů: pláč (cry), krátký pláč (short cry), broukání/kvílení (coo/wail), sténání (moan), žvatlání (babble), vykřikování/kňučení (whoop/squel), smích (laugh), škyt (hic), povzdech (groan), skřehotání (croak) a odfrknutí (raspberry). Mezi všemi těmito typy vokalizací jsou zvuky s harmonickými i šumovými kvalitami. Většina zmíněných vokalizací se, dle jejich dat, objevuje již v 7. týdnu, kdy začali děti nahrávat. Pláč i většina dalších vrozených vokalizací, takzvaných vegetativních zvuků (například škytání, kýchání apod.), mají podle studií biologické kořeny, proto se objevují už od prvních týdnů (Hall et al., 1997; Nathani et al., 2006; Scheiner et al., 2002). Smích obvykleji zaznamenali až ve 24 týdnu (6. měsíc), ale děti jej produkovaly i v předchozích týdnech. Častější produkci smíchu datují Scheiner et al. (2002) později než uvádějí jiní autoři (například Snow a McGaha, 2002 s. 172; Hall et al., 1997), kteří smích zařazují už do období mezi 1-3 měsícem věku. Rozdíl v určení časového úseku může být způsobený tím, že Scheiner et al. (2002) se zaměřili na *častější* produkci smíchu, na rozdíl od Snowa a McGahy (2002) s. 172 a Halla et al. (1997), kteří se zaměřili na období *první* produkce smíchu. Žvatlání se objevovalo až v 29. týdnu (počátek 8. měsíce). Vykřikování/kňučení zaznamenali v prvním roce pouze zřídka. Vrozenou dispozici mají děti kromě pláče a vegetativních zvuků i k pozdějšímu broukání a žvatlání. Důkazem o predispozici ke žvatlání je právě skutečnost, že vokálně do určité míry žvatlají i neslyšící děti, i když mnohem nedokonaleji (Oller a Eilers, 1988; Stoel-Gammon a Otomo, 1986). Žvatlání však může být

někde na pomezí vrozeného a naučeného, protože se zjevně jedná o schopnost, která je do určité míry vrozená, ale je jí třeba rozvíjet.

2.1.1.1.1 Vrozená úzkostná vokalizace: pláč

Základem dětského vrozeného repertoáru je pláč, který jednak signalizuje potřebu péče, jednak je, dle některých autorů, spojený s osvojením jazyka a je tak nezbytnou součástí preverbálního vývoje (Caulfield, 2002; Wermke et al., 2002; Hall, et al., 1997). Pláč je prvním dětským zvukovým projevem emocionální potřeby a také má přitáhnout pozornost pečující osoby (Loewy; 1995; LaGasse et al., 2005). Zpočátku pláč nemá úmyslnou komunikační funkci, ale jak dítě stárne, pláč začne být spojován se specifickými stimuly jako je hlad či bolest a signalizuje, že dítě potřebuje péči (Snow a McGaha, 2002). Wasz-Höckert et al. (1968) ustavili 4 základní typy pláče: při narození, hladu, bolesti a radosti. Pláč dle dosavadních zkoumání postupem času získává na komplexitě. Nejprve jde o nevyzrálý pláč s jednoduchými vzory změny výšky tónu (zvyšování a klesání melodie). Později se vytvářejí komplexnější melodie zdvojením těchto jednoduchých vzorců a nakonec se jednoduchá melodie několikanásobně opakuje (Wermke et al., 2002; Hall, et al., 1997). Tito autoři také zjistili podstatné změny jak v melodii pláče, tak v jeho strukturách. Změna melodie je charakteristická zvýšením komplexity, tedy přechodem od jednoduchých vzrůstajících-klesajících vzorů ke složeným vzorcům (Wermke et al., 2002; Hall, et al., 1997). Pláč má v sobě také tón a dynamiku, o kterých lze uvažovat jako o prekurzoru melodie a „zpěvných“ kvalit jazyka (Loewy; 1995).

Vývoj akustických parametrů dětského pláče ukazuje na fonační dozrávání a to poskytuje regulační kapacitu nezbytnou pro vývoj řeči a jazyka. Wermke et al. (2002) tvrdí, že aby děti mohly v pozdějším věku začít broukat a poté žvatlat, musejí mít už dříve osvojené mechanismy kontroly a ty, podle této studie, děti získávají už mezi 15. a 24. týdnem věku. Děti by tak měly v této době začít manipulovat s vokálním traktem a melodií pláče. Z toho důvodu někteří autoři pokládají pláč za důležitou součást preverbálního vývoje (například Snow a McGaha, 2002; Stark, 1980; Wermke et al. 2002). Pláč navíc setrvává až do dospělosti, kdy již není přímo spojen s fyzickou bolestí, ale má emocionální konotaci (Zeifman, 2001).

2.1.1.1.2 Vrozená spokojená vokalizace: broukání a smích

Za vrozené lze označit také *broukání*, protože všechny děti na světě pláčou i broukají. Broukání se dle studií začíná objevovat mezi 1. - 3. měsícem věku (Snow a McGaha, 2002 s. 172; Hall et al., 1997). Oproti pláči jsou toto obvykle zvuky spokojenosti a štěstí. Jedná

se o otevřené zvuky znějící jako samohlásky. Na rozdíl od pláče se při tvoření těchto zvuků používá jazyk a rty (Snow a McGaha, 2002 s. 172). Nejranější broukání se skládá ze samohlásek, které vychází z přední části úst a při jejich tvoření se používá jazyk, jako například u /i/ nebo /u/. Objevuje se také pár souhlásek tvořených v zadní části úst, například /k/ a /g/ (Snow a McGaha, 2002 s. 172). Jeho nástup je podle všeho spojený s fyzickou a senzoricou změnou mezi 6. – 8. týdnem, která zahrnuje vyšší vizuální pozornost a rozvinutější schopnost ovládnutím jazyka (Snow a McGaha, 2002 s. 172). Scheiner et al. (2002) ve své studii od sedmého týdnu zaznamenali v kontextech pozitivních emocí, kam kromě spokojenosti zařadili i překvapení, především broukání, sténání (moan) a povzdech (groan). Tím mimo jiné potvrdili, že se broukání objevuje před 7. týdnem věku.

Další vrozenou vokalizací, která má silný sociální dopad a objevuje se ve stejném období jako broukání, je smích. Vrozenost smíchu byla mimo jiné dokázána na dětech i dospělých se sluchovým handicapem. Bylo zjištěno, že struktura smíchu u těchto lidí je velmi podobná jako u lidí slyšících (Makagon et al., 2008). Někteří autoři (například Trouvain, 2003) připodobňují strukturu smíchu k řeči a označují zvuky smíchu za slabiky, které jsou organizované do celků podobných větám. Jiní autoři (např. Bachorowski et al., 2001; Bryant a Aktipis, 2014) spojují smích spíše se zvířecími vokalizacemi a označují zvuky smíchu za volání. Podle těchto autorů je produkce smíchu také ovládána jinými nervovými a fyziologickými systémy než řeč (Bryant a Aktipis, 2014). Další přístup spojuje předchozí dva přístupy dohromady a elementy smíchu jsou v něm označovány jako *výbuchy* (bursts) vokální energie, které se seskupují do *záchvatů* /bouts/ (Luschei et al., 2006; Owren a Amoss, 2014). I když byla zvukům smíchu tradičně přisuzována kvalita hlásek, některé současné studie ukazují, že při smíchu se nevytváří hlásky se stejnými kvalitami jako při řeči (Owren a Amoss, 2014). Smích je, podle těchto studií, spíše tvořený oddělenými vlnami vzduchu, které putují přes hlasivky, proudící vzduch pak vytváří větší či menší vibrace. Akustická energie, která tímto vznikne, potom putuje přes vokální trakt. Někteří autoři (například Bachorowski et al., 2001; Owren a Amoss, 2014) si myslí, že fonetické popisování smíchu může zavádět k nepřesným závěrům, například k tomu, že smích je stereotypní či artikulovaný víc, než dle studií opravdu je. Smích má tedy určité parametry řeči a je tak možné, že i on má vliv na ontogenezi řeči. Je vrozenou vokalizací, ale zároveň ve vývoji částečně přechází pod volní kontrolu (Owren a Amoss, 2014), takže je součástí vývoje schopnosti dětí ovládat své vokalizace. To, že ho část výzkumů připodobňuje spíše ke zvířecí vokalizaci, zřejmě také odráží poznatek, že nás smích spojuje s velkými primáty.

Podle posledních zjištění se vyvinul z hravé vokalizace našeho posledního společného předka (Ross et al. 2010). Smích u lidí a u primátů však není totožný, v evoluci se proměnila jeho forma a primáti zřejmě nemají takovou volní kontrolu nad svými emočními vokalizacemi, jakou ve vývoji získávají děti (Owren a Amoss, 2014).

2.1.1.1.3 Vokalizace na pomezí vrozeného a naučeného: žvatlání

Dalším důležitým dětským vokálním milníkem je takzvané *žvatlání*. Žvatlání je často rozdělováno na opakující se, kdy děti za sebou opakují stejné slabiky (například: da da da) a na neopakující se, kdy už zvládají slabiky obměňovat (Hall et al., 1997; Oller et al, 1999; Snow a McGaha, 2002 s. 173; Stark, 1980). Nástup žvatlání většina uvedených studií shodně datuje mezi 3. a 6. měsíc věku (Hall et al., 1997; Oller et al, 1999; Snow a McGaha, 2002 s. 173; Stark, 1980). Od broukání se opakující se žvatlání odlišuje tím, že více připomíná slabiky skutečných slov. Přejít od broukání ke žvatlání přichází díky stále se zdokonalujícímu ovládnutí vokálních mechanismů. V období žvatlání dítě také začíná, dle Loewyho (1995), vědomě experimentovat s hudebními elementy jazyka, a proto může být toto období zásadní pro naučení intonace a dalších artikulačních a fonačních mechanismů. Několik dalších týdnů však děti stále přechází mezi broukáním a žvatláním. Během žvatlání je opakování slabik doprovázeno charakteristickými intonačními vzorci, kdy děti začínají prozkoumávat suprasegmentální aspekty fonologie (např. intonaci, důraz, výšku či délku). Zvuky tak získávají konečnou rytmickou a melodickou kvalitu (Snow a McGaha, 2002 s. 173). Ve věku mezi šesti a dvanácti měsíci se repertoár dětí rozšiřuje. Například ve žvatlání se objevují zvuky a jejich kombinace, které děti nikdy od svých rodičů neslyšely (Oller et al., 1999; Snow a McGaha, 2002 s. 173; Stark, 1980). Na konci období žvatlání jsou z repertoáru vyřazeny zvuky, které nejsou v jejich mateřském jazyce. Mnoho dětí si před počátkem řeči projde obdobím, kdy žvatlají méně často (Snow a McGaha, 2002 s. 173).

Na rozdíl od pláče a broukání je žvatlání všeobecně akceptováno jako důležitý krok v preverbálním vokálním vývoji dítěte (Oller et al, 1999; Snow a McGaha, 2002 s. 173). Je ale schopnost žvatlání vrozená nebo je spíše naučená? Studie hluchých dětí napovídají, že i takto znevýhodněné děti jsou žvatlání schopné, i když nemají zpětnou zvukovou vazbu. Je ale nutné poznamenat, že jejich žvatlání nedosahuje úrovně žvatlání jejich slyšících vrstevníků a přestávají žvatlat dříve, což někteří autoři interpretují jako důsledek absence zpětné vazby (Oller a Eilers, 1988; Stoel-Gammon a Otomo, 1986). To by svědčilo spíše o tom, že komplexnější žvatlání je už podmíněno sociálním učením. Na druhou stranu jiní autoři (například Petitto a Marentette, 1991) na základě studia hluchých dětí tvrdí, že

v ontogenezi jazyka není při žvatlání rozhodující modalita řeči. Žvatlání je, podle nich, spíše spojeno s abstraktní strukturou jazyka a s expresivní kapacitou vytvářet různé druhy signálů. To znamená, že podle těchto autorů je schopnost žvatlání spojená s vyžíváním jazykové schopnosti v mozku a schopnosti vyjadřování, která není nutně spojená pouze s řečovým vyjádřením, ale také s vyjádřením například znakovým jazykem. Petitto a Marentette (1991) na základě své studie věnující se znakovému jazyku tvrdí, že „žvatlání“ se objevuje právě i při učení se znakovému jazyku a není tak přímo určeno vývojem motorického vývoje artikulačních mechanismů, které slouží k řečové produkci. Tento poznatek by svědčil spíše o vrozenosti žvatlání, a tak není míra jeho vrozenosti stále zcela jasná.

2.1.1.1.4 Míra spojitosti vrozených vokalizací s dalším vývojem řeči a jejich využití při komparaci

Pláč i broukání zřejmě skutečně mohou být prekurzorem řeči, protože ze zmíněných studií vyplývá, že pláč přispívá k rozvoji prvotních schopností manipulace se zvukem a při broukání se aktivně zapojuje jazyk a rty (Snow a McGaha, 2002 s. 172). To vše je nezbytné v dalším získávání řeči. Smích je sice vytvářený jiným způsobem než řeč (Bryant a Aktipis, 2014), ale má pozitivní sociální konotaci. Dítě, které se směje, může přitahovat větší pozornost, dostává se více do interakcí fyzických i vokálních, což by mohlo mít vliv na vokální vývoj. Kromě toho lze ve zvucích tvořících smích najít i jednotky podobné hláskám (Trouvain, 2003), ačkoliv je nutné tento závěr brát s rezervou. Postupem času nad ním děti také získávají volní kontrolu (Owren a Amoss, 2014) a mohl by tak ve vokálním vývoji hrát stejně důležitou roli při osvojování si schopností jako broukání. Bezpochyby největší vliv na vývoj řeči má žvatlání, které do řeči v podstatě plynule přechází (Hall et al., 1997; Oller et al., 1999; Stark, 1980).

Pláč je první vrozenou vokalizací, kterou dítě vydává, a protože pláč je signálem vyžadujícím pozornost a péči, dá se předpokládat, že vokalizaci s podobnou funkcí mají i ostatní druhy. Papoušci mají, stejně jako ostatní ptáci, ve svém repertoáru také vokalizaci, která přitahuje pozornost a péči (Berg et al., 2013; Brittan-Powell et al. 1997; Hall et al., 1997; Krebs, 2002). Proto předpokládáme, že tuto vokalizaci nalezneme i u papoušků šedých. Pokud ano, bude nás dále zajímat, jestli je tato vokalizace prvním druhem vokalizace v ontogenezi a jak se dále vyvíjí, například jestli získává na komplexitě, jak určuje další vývoj repertoáru a jaká je její přesná funkce. Zajímavé by bylo také zjistit, zda tato úzkostná vokalizace u papoušků šedých taktéž setrvává až do dospělosti a zda se nějak mění její funkce. Součástí vývojového posunu ve vokalizaci dítěte jsou dále broukání a

zřejmě i smích. Je možné, že tak jemný posun nebude možné u papoušků zaznamenat, ale není vyloučeno, že by papoušci šedí mohli v raném vokálním vývoji používat i jiné, neúzkostné vokalizace.

2.1.1.1.5 Fyziologické a neurální základy vokálního vývoje

Vývoj dětské vokalizace je v první řadě ovlivněn biologickými procesy, jako je dozrávání mozku a vokálního traktu (Lieberman, 2007; Ploog, 1992). Do různých kroků vokalizačního vývoje se vlivem dozrávání zapojují různé části mozku. Během stádií broukání a žvatlání se zapojuje limbický systém a subkortikální systém a při vytváření fonémů a slov se stává dominantní mozková kůra (Ploog, 1992). Vokální trakt hraje v lidské řeči také důležitou roli především tím, že pozměňuje akustické rysy nezávisle na zdroji hlasu (Fant, 1971 s. 17-18). Během mluvení je geometrie vokálního traktu přeměňována artikulací jazyka, rtů a měkkého patra (Beckers, 2011). Svou úlohu ve vývoji mluveného jazyka má dále vyžrávání hrtanu, ten poskytuje zdroj akustické energie pro samohlásky a další fonačně vytvořené zvuky (Lieberman, 2007). Podle Liebermana (2007) není tak zásadní sestoupení hltanu, jako spíše vývojové posuny jazyka do hltanu. U novorozeňat je jazyk téměř celý umístěn v puse jako u ostatních primátů a postupem ontogeneze se stahuje do hltanu a táhne dolů i hrtan. Druhy, které mají jazyky v puse, mají vokalizace limitované na určitý typ, i když mají hltan posazený nízko (Lieberman, 2007). Vytváření smysluplných vokálních jednotek vyžaduje komplexní koordinaci dýchacího systému a vokálního traktu, kterou řídí nervový systém. Jaký zvuk vyprodukuje, závisí také na napnutosti hlasivek, pozici jazyka, tvaru rtů. Záleží na tom, jestli vzduch jde přes pusu, nos nebo obojí a také na rychlosti a kontinuitě vzduchového proudu (Lieberman, 2007; Snow a McGaha, 2002; 171). Bez všech těchto změn by přechod k řeči nebyl možný, ale biologické faktory nejsou to jediné, co ovlivňuje vokální vývoj.

2.1.1.2 Rozvíjení repertoáru učení

Ve vokálním vývoji se odráží sociální prostředí, ve kterém se vokalizující dítě nachází. Děti například modifikují své žvatlání podle toho, jaká je fonologická struktura u náhodných promluv jejich pečovateli (Goldstein a Schwade, 2008). Na učení jazyka mají vliv i období takzvaných kritických period, které se pro různé úrovně jazyka objevují v různou dobu. Například kritická perioda pro fonetické učení by se měla objevovat před dovršením prvního roku, zato učení syntaxe by podle Kuhl (2010) mělo dominovat mezi 18-36 měsíci. Přesnější vymezení těchto kritických period však vyžaduje další studie. Kritická

perioda pro osvojení si mateřského jazyka dle Lennerberga (1967) trvá od dvou let do puberty. Snow a McGaha (2002 s. 181) však zdůrazňují, že se jedná spíše o otevřenou příležitost, než že by po jejím skončení už nebylo možné se jazyku učit. Někteří autoři zdůrazňují, že je to právě sociální interakce a odezva, zejména od rodičů, které velmi podporují ontogenezi dětské vokalizace (Hsu et al., 2000; Hsu et al., 2001; Snow a McGaha, 2002 s. 181). Neustálá sociální interakce přispívá také k tomu, že naše učení a náš vokální vývoj nikdy zcela nekončí.

Jedním z typů učení, kterým děti prochází, je učení imitací, tedy přesné napodobování toho, co vidí nebo slyší (Meltzoff, 2011). V případě vokalizace se vrozené zvuky stávají základem, na kterém staví sociálně naučená vokalizace. Lidé jsou podle dosavadních zjištění jediní primáti, kteří se učí vokalizace přes imitaci (Egnor a Hauser 2004). Jinak byla vokální imitace dále zaznamenána jen u kytovců (velryb, delfínů, sviňuch) slonů, netopýrů a ploutvonožců (Foote et al., 2006; Janik, 2014; Jarvis 2004; Petkov a Jarvis, 2012; Nowicki a Searcy, 2014; Reichmuth a Casey, 2014). Dále bylo imitační učení potvrzeno také u pěvců, papoušků a kolibříků (Petkov a Jarvis, 2012).

Preverbální vokální produkce je citlivá na sociální zpětnou vazbu. Sociálně vedené učení je důležitým mechanismem v raném vokálním vývoji, pokládá základy pro pokroky v komunikaci a jazyce (Goldstein a Schwade, 2008). Několik studií prokázalo, že aktivní zpětná vazba, jak vlastní tak od rodičů, je důležitá zejména ve fázi kanonického žvatlání, která je stěžejní pro pozdější normální vývoj řeči (Hsu et al., 2000; Hsu a Fogel, 2001; Oller et al., 1999). Sociální deprivace se velmi negativně podepisuje na získání jazyka (Kuhl, 2004).

Učení se jazyku je komplikovaný proces, neboť lidské jazyky se skládají z několika základních složek. Fonologická stránka jazyka představuje různé zvukové rysy řeči a pravidla jejich použití. Stránka morfologická zahrnuje způsob, jakým se zvuky kombinují, aby vytvářela slova a jiné významové jednotky. Sémantická stránka ukazuje na definice slov a jejich významů, když jsou používána ve vztahu k jiným slovům. Syntax vyjadřuje, jak se slova kombinují, aby tvořila věty. Poslední, pragmatická úroveň odráží praktickou funkci jazyka a způsob, jakým je užíván ke komunikaci (Hall et al., 1997; Snow a McGaha, 2002 s. 169). Lidé mají, na rozdíl například od jiných primátů, schopnost naučit se všem těmto částem a kombinovat je dohromady (Egnor a Hauser, 2004; Snow a McGaha, 2002). Děti se většinu času snaží zdokonalit ve zvukové stránce jazyka, ale pracují i na ostatních částech a

to buď odděleně, nebo zároveň, dokud všechny části nepropojí do jednoho celku někdy na konci třetího roku věku (Snow a McGaha, 2002; s. 169). První rozlišení v jazyce děti zřejmě dělají mezi souhláskami a samohláskami. Nové prvky, jako jsou nová slova a konstrukce, se děti zřejmě spíše učí v kontextu, tedy rozlišováním jednoho od druhého, než každý samostatně (Snow a McGaha, 2002 s. 170). Je důležité si uvědomit, jak komplexní je lidský jazyk i proces učení, který k němu vede, protože tato skutečnost ovlivňuje možnosti komparace. Lidský jazyk byl rozdělen na pět složek, ale u zvířat jsme k podobnému rozdělení zatím nedokázali dospět, respektive nejsme schopni přesně vymezit, kterou složku zvířecích vokalizací by bylo možné pokládat za fonologickou, gramatickou či syntaktickou (Hall et al., 1997; Snowdon, 1993). Jazyk, jakožto vrcholná forma komplexní lidské vokalizace, proto není zcela nejvhodnější pro srovnání se zvířecími vokalizacemi. Zato preverbální vokalizace jsou méně komplexní a lépe srovnatelné s vokalizacemi zvířecími. Další kapitola nabízí přehled odlišností mezi lidmi a zvířaty, které by mohly komparaci ztěžovat, ale také podobností, které naopak srovnávání umožňují.

2.1.2 Podobnosti a odlišnosti v lidské a zvířecí vokalizaci

Mezi lidmi a ostatními zvířaty existují rozdíly v použití vokalizací, hned na počátku je nutné si uvědomit, že lidská řeč je velmi specifickým prostředkem komunikace. Podle dosavadních výzkumů se zdá, že většina zvířat, na rozdíl od lidí, nedokáže přisuzovat ostatním jedincům mentální stavy (Meltzoff, 2011). Z čehož plyne, že i když signalizátoři odpovídají na různé stimuly i na vyjádření emocí ostatních, nevypadá to, že by vytvářeli vokalizace v odpovědi na vnímání mentálního stavu někoho jiného, který nemá vnější manifestaci (Seyfarth a Cheney, 2003). Specifičnost lidského jazyka spočívá také v tom, že dokáže vyjádřit bezpočet konkrétních, ale i abstraktních odkazů a významů (Konopka a Roberts, 2016). Člověk má k dispozici desítky tisíc slov, na rozdíl od ostatních druhů zvířat, u kterých byla doposud popsána volání jen v řádu několika tuctů (Nowicki a Searcy, 2014).

Existují mezi lidmi a papoušky anatomické rozdíly, které zásadně ovlivňují vokální produkci a které by ztěžovaly hledání paralel mezi oběma skupinami? Lidé a ptáci nemají homologický vokální orgán. Ptáci mají vyvinutý specializovaný hlasový orgán, syrinx (zpěvné ústrojí), který se nachází v místě, kde se průdušnice rozděluje na dvě průdušky, hluboko v hrudní dutině. Lidé vytvářejí zvuky pomocí hrtanu, který se nachází na lebečním konci průdušnice. Ptáci mají hrtan také, ale není známo, že by při vytváření zvuku měl nějakou funkci (Fant, 1971 s. 17-18; Patterson a Pepperberg, 1994; Riede a Goller, 2010). Ptačí vokální trakt dokáže také filtrovat zvuk, ačkoli trochu odlišným způsobem. U hrdliček

a papoušků se vokální trakt zřejmě chová jako lineární filtr jako je tomu u zdrojovo-filtrovacího systému u člověka (Beckers, 2011). Vokální orgány a dýchací systémy ptáků a lidí se tak ve funkční morfologii velmi liší, ale mají konvergentní vzorce (Riede a Goller, 2010). Rozdíly mezi vokálními trakty tedy nemusí mít až tak zásadní vliv na hledání podobností. Ačkoliv jsou anatomické rozdíly mezi lidmi a ptáky poměrně značné, neznemožňuje nám to pokládat vokální vývoj za velmi analogický.

Ačkoli je lidská řeč velmi specifická, zvířecí vokalizace, podobně jako lidské jazyky, v sobě nesou emoční i referenční informaci. To znamená, že se v nich odráží emoční rozpoložení vysílatele volání a zároveň také mohou nést specifickou informaci odkazující k situaci nebo prostředí (Seyfarth a Cheney, 2003). Pro zvířata jsou typická volání poplašná - varující před predátory, volání informující o kvalitě potravy a různá volání, která slouží k zaujetí partnera nebo ke hlídání teritoria (Catchpole a Slater, 2008 s. 114, 140; Jarvis, 2006; Manser et al., 2002; Seyfarth, et al. 1980). U ptáčat zpěvných ptáků, papoušků i u mláďat makaků bylo dále popsáno žadonění, kdy se mláďata dožadují potravy a péče (Evans a Evans, 1999; Hauser a Marler, 1993). Právě mláďecí úzkostná vokalizace se zdá být první vokální paralelou mezi člověkem a zvířaty. Z hlediska funkce se zdá být protějškem žadonění dětský pláč, protože obě vokalizace slouží jako atraktory pozornosti pečovateli. Většina studovaných druhů papoušků také užívá takzvaná kontaktní volání, která slouží k udržování koheze skupiny (Kondo a Watanabe, 2009). Některé studie toto volání identifikovaly jako první dospělé volání a pokládají ho za důležitý krok vokální ontogeneze u studovaných papoušků (u andulek: Brittan-Powell et al., 1997; Hall et al, 1997; u papoušičků vrabčích: Berg et al., 2013). U lidí může k udržování koheze skupiny sloužit celý rozhovor, ale stačí i krátké zavolání na dálku, což by bylo možné připodobnit právě ke kontaktnímu volání u zvířat. V ostatních kontextech lidé používají především řeč, ale v různých kontextech se mění její tón a naléhavost a odráží se v ní emoční rozpoložení, stejně jako u ostatních živočišných druhů (Seyfarth a Cheney, 2003). Se zvířaty nás tedy spojuje široké spektrum variabilních vokalizací, shoduje se také možnost vyjádřit emocionální rozpoložení a schopnost imitovat nové zvuky (Ploog, 1992). U mnoha druhů zvířat byla doložena i schopnost rozpoznávat dle vokalizace specifické jedince svého druhu, stejně jako to zvládá člověk (Seyfarth, 2003; Berg et al., 2011; Schwing, 2012).

Základní rozdíl existuje také v tom, zda a jakým způsobem se repertoár rozšiřuje. V literatuře se rozlišuje mezi druhy, které mají jen vrozené vokalizace a těmi, jež mají vrozené i sociálně naučené vokalizace (Egnor a Hauser, 2004; Hall et al, 1997; Janik a Slater,

2000; Nowicki a Searcy, 2014). Druhy, které mají obojí, prodělávají posun od závislosti na genetické kontrole k závislosti na sociálních modelech (Hall et al., 1997). Tento posun prodělávají jak lidé, tak papoušci a jedná se tak o jedu z vývojových paralel (Egnor a Hauser, 2004; Hall et al., 1997; Janik a Slater, 2000). Tento posun přichází mezi narozením a vytvářením sociálně naučených vokalizací. U lidí se jedná o úsek od narození do vytváření prvních slovních vyjádření a například u andulek je to, dle výzkumů, úsek od vyklubání do vytváření prvních kontaktních volání (Hall et al., 1997). Někteří autoři zároveň upozorňují na to, že rozřazení živočišných druhů do těchto dvou skupin velmi závisí na tom, jak je definováno vokální učení, které bylo často ztotožňováno s vokální imitací (Petkov a Jarvis 2012; Tyack, 2008). To znamená, že za druh, který se vokalizace učí, byl obvykle považován jen takový, který je schopný imitovat nezvyklé zvuky (například papoušci imitující lidskou řeč). Obecně tedy platilo, že pokud zvířata prokazovala produkci přesných imitací zvuků, které nejsou obvyklou součástí repertoáru jejich druhu, pak to byl jasný důkaz toho, že vokalizace, které zaslechnou, dokáží sami vokálně reprodukovat. Takový důkaz byl však evidován jen u mála druhů také proto, že se tak často usuzovalo na základě toho, jestli zvířata dokázala imitovat zvuky, které vytváří člověk, což podle Tyacka, (2008) není nejpřesnější metoda. O tom, které všechny druhy mají nejen vrozené, ale i sociálně naučené vokalizace a které se navíc učí sociální imitací, není tedy doposud zcela jasno.

Nejblíže v učení se vokální produkci mají být k lidem ptáci. Obě skupiny potřebují především během rané senzitivní periody poslechové zkušenosti s pro druh typickými vokalizacemi, aby si vytvořily normální dospělé vokalizace a jak lidé, tak ptáci prokazují větší vokální plasticitu v subadultním věku než v dospělosti (Egnor a Hauser 2004). Obě skupiny se učí i pomocí imitace a vrozené i naučené vokalizace se u ptáků i lidí zřejmě implementují do podobných neurologických systémů (Egnor a Hauser 2004; Hall et al., 1997; Jarvis, 2006; Petkov a Jarvis 2012; Wilbrecht a Notteohm, 2003). Naproti tomu u ostatních primátů zatím nebylo prokázáno, že by alespoň některé vokalizace získávali sociálním učením přes vokální imitaci (Egnor a Hauser 2004; Fitch, 2000).

U papoušků i lidí se repertoár zpočátku vyvíjí především v závislosti na anatomických omezeních a dozrává podle toho, jak ubývají anatomické zábrany a zlepšuje se motorická kontrola (Berg et al., 2013; Lieberman, 2007). U člověka první učení začíná zřejmě poznáváním možností vokálního traktu již v pláči (Werkme et al., 2002) a první zaznamatelné vokální učení imitací začíná zřejmě při žvatlání, vzhledem k tomu, že děti napodobují hlásky, které slyší v sociálním prostředí, ve kterém se vyskytují. Vokální

ontogeneze u papoušků nebyla příliš zkoumána, proto také nemáme mnoho poznatků o tom, kdy začíná repertoár papoušků ovlivňovat učení. Pravděpodobně ale větší ovlivnění učením začíná v době, kdy jsou papoušci připraveni na vylétnutí z hnízda, jak naznačují Berg et al. (2013). V té době se mláďata připravují na větší sociální interakci a také se dostávají do nových kontextů, ve kterých se můžou rozvíjet nové typy vokalizací. Učení se novým typů volání právě v době po vylétnutí pozorovaly například Schwing et al. (2012) u papoušků nestor kea. Papoušci i lidé také mají schopnost dále během života modifikovat svou komunikaci podle sociální skupiny, ve které se vyskytují (Berg et al., 2011).

Zaměření této práce na studium vokální ontogeneze papoušků šedých a její srovnání s raným vokálním vývojem dětí může ukázat poznatky, které doposud nebyly k dispozici. Tudíž může také pomoci odhalit paralely, které jsme dosud nenahlédli.

2.1.3 Modely stádiového vývoje rané dětské vokalizace

Podle nativistické teorie děti ve vývoji jazyka obvykle prochází sekvencí milníků ve stejném věku, nehledě na jazykové či kulturní podmínky. Zároveň to také vypadá, že v brzkých letech je tento vývoj synchronizovaný s pokrokem v motorickém vývoji (Snow a McGaha, 2002 s. 168). Studie na dětech z různých jazykových prostředí však ukázaly, že shodný vývoj probíhá jen do dovršení jednoho roku věku, poté už je další učení ovlivněno mateřským jazykem, kterému jsou děti vystaveny (Kuhl 1994, 2004). Noah Chomsky tvrdil, že děti jsou od malička vybaveny „zařízením“ na získání jazyka. Tedy jsou svým způsobem „naprogramovány“ na vytřídění pravidel a principů jejich mateřského jazyka, a proto si ho osvojí rychle a dělají poměrně málo chyb (Chomsky, 1968). Snow a McGaha (2002 s. 168) však poznamenávají, že vývoj jazyka neprobíhá tak snadno, jak si představoval Chomsky.

Vývoj dětské vokalizace byl ve výzkumech obvykle prezentován přes modely stádiového vývoje (např. Oller et al., 1999). V níže prezentovaných modelech je zohledněný především fonologický preverbální vývoj a vývoj vokální produkce, který vrcholí prvními slovy. V některých modelech jsou zahrnuté i emoční vokalizace (například pláč a smích). Modely naopak nezohledňují některé rané fáze vývoje vokalizace, které souvisí spíše s vývojem *porozumění* řeči a jazyku. V nich sice dítě aktivně neprodukuje vokalizaci, ale i porozumění má dopad na další vývoj aktivní vokalizace. Snow a McGaha (2002 s. 170) uvádí takovouto posloupnost vývoje porozuměním: v prvních fázích dítě začíná vnímat vokalizaci dospělých, od dvou měsíců rozeznává rysy fonémů, od čtyř měsíců vokalizuje na

základě sociálního stimulu a v devíti měsících rozumí prvním pár slovům. Období po konci vymezených stádií, kdy děti vytvoří první slova, většina autorů (např. Hall et al., 1997; Oller et al., 1999; Scheiner, 2002; Stark; 1980) již považuje za vývoj verbální, nikoli o preverbální. Další verbální vývoj dle Snowa a McGahy (2002 s. 170) a dalších studií (např. Clark, 1995) pokračuje rozšířením slovníku, porozuměním jednoduchým slovům a prvním používáním dvouslovných spojení. Do dvou let věku by děti měly více než desetinásobně zvýšit svou slovní zásobu a naučit se používat jednoduché věty (Snow a McGaha, 2002 s. 170).

První modely stádiového vývoje byly vytvořeny už v 70. - 80. letech a jsou stále široce přijímány. Jedním z nich je pětiúrovňový model od Stark (1980), který postupuje sekvencí: 1. reflexivní zvuky – pláč a vegetativní vokalizace (0-2 měsíce); 2. broukání a smích (2-4 měsíce), 3. vokální hra (4-8 měsíců); 4. opakující se žvatláni (8-10 měsíců) a 5. neopakující se žvatláni a první slova (10-14 měsíců). Další z široce přijímaných stádiových rozdělení vokálního vývoje je model vycházející ze studie Ollera et al. (1999). Oller et al. (1999) na rozdíl od Stark (1980) do klasifikace nezařadili žádné vegetativní zvuky ani pláč a smích, ale jen zvuky, které jsou podle nich specifickými prekurzory řeči. Tyto zvuky nazývají protofony. Důvodem, proč autory zajímala pouze tato skupina specifických zvuků, bylo, že pouze protofony a řeč jsou unikátní pro člověka (Oller et al., 1999). Tento model má, na rozdíl od modelu Stark (1980), jen čtyři stádia, jsou jimi: 1. fonační stádium, 2. stádium primitivní vokalizace, 3. stádium rozšíření, 4. kanonické stádium (Oller et al., 1999). První stádium se odehrává v prvních měsících života (0-1), kdy děti produkují kvazihlásky, tedy hlásky, k jejichž tvoření není nutné aktivní používání vokálního traktu. Pokud jej srovnáme s prvním stádiem u Stark (1980), zjistíme, že u Stark toto stádium trvá o měsíc déle a jsou do něj zařazeny i vegetativní zvuky a pláč. Ve druhém stádiu, podle schématu Ollera et al. (1999), (kolem 2. – 3. měsíce) začínají děti artikulovat. Stark (1980) navíc zdůrazňuje, že se děti v tomto věku začínají také smát. Ve třetím stádiu (kolem 4. – 6. měsíce), podle závěrů Ollera et al. (1999), děti již dokáží vytvářet zvuky, které mají podobu skutečných hlásek a vokální trakt je už postavený tak, aby mohl vytvářet případné rozdíly mezi hláskami. Stark (1980) naproti tomu vyzdvihuje, že děti v této době zkoumají možnosti vokálního traktu různým vykřikováním či vytvářením zvuků vyfukováním vzduchu nebo slin přes nos. Tento jev označuje jako „vokální hru“. Dle modelu studie Ollera et al. (1999) ve čtvrtém stádiu (7. – 10. měsíc) děti již vytvářejí plnohodnotné slabiky. Obě studie (Oller et al. 1999 i Stark, 1980) se shodují, že v této době děti začínají produkovat sekvence opakujících se slabik. Čtvrté stádium pokládají Oller et al. (1999) za stěžejní v dalším

vokálním vývoji, protože případné odchylky ukazují na vývojové poruchy (například hluchotu). Pro autory uvedené studie je čtvrté stádium vrcholem preverbálního vývoje. V pátém stádiu (10 – 14 měsíců), které již Oller et al. (1999) v jejich studii nezmiňují, by podle Stark (1980) děti měly vytvářet měnící se slabiky a také první slova. Páté stádium podobně definují i další autoři, například Scheiner et al. (2002) či Hall et al. (1997). První správně artikulované slovo má spojitost s vyzrálým žvatláním. Další přidávání slov do slovníku vyžaduje sluchovou zkušenost a učení se ze sociálních modelů (Hall et al., 1997).

Model studie Ollera et al. (1999) se jeví spíše jako rozšířený model žvatlání protažený i do prvních fází vokálního vývoje. Pozornost autorů uvedené studie je předně upřena na tvoření hlásek a jejich přípravu, což je pro naše komparativní záměry příliš úzké vymezení. Z těchto dvou modelů by pro naše účely bylo lepší inspirovat se spíše modelem od Stark (1980) z toho důvodu, že zařazuje i ty nejranější vokalizace jako jsou vegetativní zvuky a pláč a zohledňuje tak všechny aspekty rané dětské vokalizace.

Pokud chceme použít stádia, která by mohla oba druhy jasněji srovnat, nabízí se i jednodušší klasifikace pokroku ve vokálním vývoji dětí. Ve zjednodušené verzi vývoje, podle některých autorů, děti začínají pláčem, postupují přes broukání a žvatlání až k produkci prvních slov (Hall et al., 1997; Snow a McGaha, 2002). Protože pláč, broukání i žvatlání jsou zřejmě do určité míry vrozené a pláč je jednou z nejranějších vokalizací, představuje tato hrubá klasifikace možnost komplexnějšího srovnání s vokalizací jiného živočišného druhu. Tento typ kategorizace více rozvedli Hall et al. (1997), kteří za účelem porovnání lidské vokalizace s vokalizací andulek stanovili pět zjednodušených stádií zahrnujících i pláč. V jejich prvním stádiu (0-1 měsíc) převažuje nezralý pláč s jednoduchými melodickými vzory a vegetativní zvuky (např. řihání, vrčení, kvílení). V něm se částečně shodují se Stark (1980), avšak na rozdíl od ní i od Ollera et al. (1999) se zaměřují především na pláč. Druhé stádium (1-2 měsíce) se, dle studie Halla et al. (1997), vyznačuje vyzráljším pláčem s komplexnějšími melodickými vzory a další citovou vokalizací (spokojené broukání nebo smích). Druhé stádium u Halla et al. (1997) začíná oproti srovnávaným studiím o měsíc dříve a je stále primárně zaměřené více pláč, ačkoli se se Stark (1980) shodují na zařazení broukání a smíchu. V Hallově et al. (1997) třetím stádiu (3-6 měsíců) přichází expanze fonetického repertoáru a počátek nezralého žvatlání, kdy se objevují slabiky, které nesouvisí se skutečnými slovy a to buď samostatně, nebo v řetězcích. Čtvrté stádium (7-10 měsíců) je charakteristické vyzrálým žvatláním, ve kterém Hall et al. (1997) spojují opakující se i neopakující se žvatlání do jednoho stádia. V posledním stádiu

již děti používají první slova. Poslední tři stádia se ve všech srovnávaných studiích (Hall et al., 1997; částečně Oller et al., 1999; Stark, 1980) v podstatě shodují. Hall et al., (1997) zdůrazňují, že tato stádia na sobě nejsou nezávislá, překrývají se a předcházející stádium vždy tvoří základy pro to další. Mohou být spíše považována za sekvence vývojových přechodů.

O další přezkoumání této problematiky se pokusili Nathani et al. (2006). Výzkum prováděli na 30 dětech podle vlastního pětiúrovňového modelu, který v podstatě vychází z obou předcházejících (z Ollera et al., 1999 a Stark, 1980). Jejich model zahrnuje fáze reflexivní vokalizace (pláč a vegetativní zvuky) dále kontrolu fonace, rozšíření, základní kanonické slabiky a pokročilé formy (vytváření komplexních slabik). Autoři mimo jiné upozornili na to, že typy vokalizací by měly být definovány bez ohledu na kontext, ve kterém se vyskytují, což by mělo vědcům také pomoci ve výzkumu možných vztahů mezi subsystemy komunikace. Jejich studie potvrdila poznatky výše zmíněných studií, například že s přibývajícím věkem děti více používají kanonické žvatlání (Nathani et al. 2006). Dále zjistili, že nejpokročilejší formy, tedy něco, co by se dalo srovnat s posledním stádiem vývoje u ostatních modelů, signifikantněji vytváří jen děti mezi 16. - 20. měsícem, tedy později než uvádí klasifikace Stark (1980). Autoři zároveň potvrdili předchozí poznatky (například Ollera et al., 1999), že opakující se slabiky objevující se po 9. měsíci, jsou klíčovým ukazatelem v pokroku v preverbálním vývoji. Nezaznamenali je však mezi 6. - 8. měsícem, kam ho částečně zařazují Oller et al. (1999), a proto se spíše přiklání k tomu, že tato fáze přichází později, než se předpokládalo, což by více odpovídalo modelu od Stark, která kanonické žvatlání zařazuje až od 8 měsíců věku (Nathani et al. 2006, Stark 1980). Z porovnání i z této revize vyplývá, že tyto klasifikace nemusí být ve svém časovém vymezení zcela spolehlivé.

Všechny srovnávané stádiové modely se v určitých aspektech shodují, ale jsou v nich patrné také rozdíly. V následující podkapitole přiblížím, jaké nedostatky a případné obtíže jsou spojené s použitím stádiových modelů vývoje vokalizace.

2.1.3.1 Problematizace stádiových modelů

Stádiové klasifikace vývoje vokalizace jsou poměrně problematické a neustále diskutované. První kritika (od Hsu et al., 2000) spočívá v tom, že tyto modely rozdělují na stádia vývoj, který je spíše kontinuálním procesem. Stádiové klasifikační modely jsou uměle vytvořené a striktně neodpovídají skutečnosti. (Což pravděpodobně vede i k odlišnostem v

časovém vymezení některých fází ani v tom, které vokalizace jsou do nich zařazeny, v jednotlivých modelech (viz výše). Někteří autoři (například Hsu et al., 2000) upozorňují na to, že dřívější vokální chování nezmizí, když se objeví nové. Z toho plyne, že by vývoj nemusel probíhat po skocích, ale mohlo by jít spíš o souvislý, ale nelineární proces. To znamená, že ve vokálním vývoji dětí se vyskytují i kroky nazpět a milníky není možné až tak jasně ohraničit. Přesto se jedná spíše o doporučení, že je třeba mít na paměti kontinuálnost procesu.

I v případě podobného počtu stádií, zařazování podobných vokalizací do jednotlivých stádií a podobné vymezení věku, kdy jednotlivé fáze nastávají, existuje nejednotnost na úrovni použité terminologie a definic. To podle Nathani et al. (2006) ztěžuje srovnávání studií. Ačkoliv se snažili nastolit svůj model, který zřejmě měl tuto komplikaci pomoci vyřešit, problém s nejednotností terminologie tím nebyly zažehnány.

Rozdíly ve stádiových modelech jsou zapříčiněné také tím, jaké typy vokalizací vstupují do samotné analýzy. V analýzách preverbálních vokalizací se rozlišuje mezi řečovými a neřečovými vokalizacemi (Nathani et al., 2006). Řečové vokalizace jsou jinak také nazývané protofóny (Oller et al., 1999). Neřečové zvuky jsou takové, které nejsou pokládány za prekurzory k řeči. Ty jsou pevně spojené s biologickými funkcemi a obvykle je sem zařazován pláč, smích a vegetativní zvuky. Řečové protofóny v sobě nesou několik různých typů vokalizace a během času se vyvíjí, až se na konci prvního roku velmi přibližují řeči (Nathani et al., 2006). Protofóny jsou na počátku podobné samohláskám, ale na konci prvního roku života už se jedná o kombinace samohlásek a souhlásek. Jsou autoři, kteří zastávají názor, že by do vytváření modelů stádií měly vstupovat jen protofóny (například Oller et al., 1999). Jsou ale i tací, kteří do svých klasifikací zapojují obě skupiny, tedy řečové i neřečové vokalizace, jako například Stark (1980). Ta přímo doporučuje zařazovat do vývoje i neřečové vokalizace, protože neřečové vokalizace v sobě mohou skrývat elementy, které se projeví v pozdějším vývoji řeči. To, že některé studie rovnou vyřazují a vůbec tak neberou v potaz vegetativní vokalizace a pláč (jako Oller et al., 1999) se zdá být chybné z toho hlediska, že ubývání vegetativní vokalizace a přibývání protofónů podle Nathani et al. (2006) také ukazuje na určitý posun ve vokálním vývoji. Dalším problémem je úplné vyřazení pláče, který se obecně nepovažuje za prekurzor řeči. Ale jak již bylo naznačeno v kapitole věnované vrozené vokalizaci, pláč nejen že sám prochází vývojem, ale také zjevně má jistou spojitost vokálním a preverbálním vývojem a přispívá k rozvoji vokální kontroly (Wermke et al., 2002; Hall, et al., 1997). Pláč je sice spojen s biologickými potřebami, ale

někteří autoři (jako Hall et al. 1997, Stark, 1980 či Wermke et al., 2002) věří, že přispívá k vývoji řeči. V tom případě by mohl být někde na pomezí obou kategorií a je otázkou, zda by potom mělo smysl samotné rozlišování na řečové a neřečové vokalizace.

2.1.3.2 Použití stádiových modelů na porovnání s papoušky

Model Ollera et al. (1999) nezohledňuje nejranější úzkostné a vegetativní vokalizace, které by mohly být pokládány za počátek veškeré vokalizace a jejího vývoje, a zaměřuje se spíše na zvuky, které již nějakým způsobem připomínají hlásky. Proto zřejmě nebude úplně nejvhodnější pro porovnání vývoje vokalizace dětí a papoušků. Problém by spočíval v tom, že u papoušků nemáme stanovené jasné měřítko, jak by měla vokalizace postupovat a nejjednodušším způsobem je začít od prvních zvuků. Aby byla vokalizace u obou druhů srovnatelná, mělo by se u dětí postupovat stejně, bylo by tak nutné brát do úvahy i ty nejranější vokalizace. Mimoto tak bude komparace komplexnější, než kdybychom úzkostné a vegetativní vokalizace zcela vyřadily. Na druhou stranu i klasifikace od Ollera et al. (1999) ukazuje některé trendy ve vývoji, které je možné zohledňovat i u vokalizace papoušků. Například jistě bude možné posoudit, jestli, jak a kdy se repertoár ptáčat rozšiřuje a kdy nabývá kvalit dospělé vokalizace. Pro účely této práce se zdá být nejvhodnější klasifikace Halla et al. (1997). Zohledňuje pláč a vegetativní vokalizace, což umožňuje porovnání nejprimárnějších vokalizací. Autoři navíc již tuto klasifikaci aplikovali na jiný druh papoušků, a tím dokázali, že komparace vokálního vývoje lidí a papoušků je možná a studie také ukazuje, jakým způsobem se dá komparace zrealizovat.

Přestože mají stádiové modely své slabé stránky, poskytují nám díky upozornění na důležité milníky a trendy vhodný rámec pro porovnání s odlišným živočišným druhem, proto se jich přidržíme v této práci (stejně jako Hall et al. (1997)). Máme při tom na paměti jejich omezení a princip kontinuity vokální ontogeneze.

Tabulka 1: Porovnání stádiových modelů vývoje dětské vokalizace

	Stádia	Druhy zahrnutých vokalizací
Stark (1980)	<ol style="list-style-type: none"> 1. reflexivní zvuky – pláč a vegetativní vokalizace (0-2 měsíce) 2. broukání a smích (2-4 měsíce) 3. vokální hra (4-8 měsíců) 4. opakující se žvatláni (8-10 měsíců) 5. neopakující se žvatláni a první slova (10-14 měsíců) 	Neřečové (pláč, vegetativní zvuky) i řečové vokalizace (protofóny)
Oller et al. (1999) a Scheiner et al. (2002)	<ol style="list-style-type: none"> 1. fonační stádium - tvoření kvazihlásek (0-1měsíc) 2. stádium primitivní vokalizace – počátek artikulace (2-3 měsíce) 3. stádium rozšíření – skutečné hlásky (4-6 měsíců) 4. kanonické stádium – plnohodnotné slabiky (7-10 měsíců) 5. měnící se slabiky (11-12 měsíců) 	Pouze řečové vokalizace (protofóny)
Hall et al. (1997)	<ol style="list-style-type: none"> 1. nezralý pláč a vegetativní zvuky (0-1 měsíc) 2. vyzrálý pláč, broukání a smích – počátek artikulace (1-2 měsíce) 3. expanze a nezralé žvatláni (3-6 měsíců) 4. vyzrálé žvatláni (7-10 měsíců) 5. první slova (11-12 měsíců) 	Neřečové (pláč, vegetativní zvuky) i řečové vokalizace (protofóny)

2.2. Papoušci jako sociální a vokální druh

2.2.1 Socialita papoušků

Sociální uspořádání je jedním z důležitých faktorů, které ovlivňují další chování i vokalizaci. Po přiblížení sociality papoušků získáme představu, jestli jsou papoušci blízcí lidem v sociálním uspořádání. Sociální struktura má také vliv na to, jak jedinci užívají prostor, jak se dostávají ke zdrojům potravy a jak interagují s ostatními. Celkově není socialita papoušků příliš prozkoumána, ale Hobson et al., (2014) zdůrazňují, že je důležité mít o ní alespoň přibližnou představu, abychom mohli nahlédnout sociální procesy jako je vokální učení a sdílení chování.

Mláďata papoušků jsou altriciální, což znamená, že se rodí slepá, neopeřená a víceméně nepohyblivá, což je činí zcela závislé na péči rodičů, konkrétně potřebují krmit a zahřívat. Krmení vyžadují i určitou dobu po opeření. Různé druhy vylétávají z hnízda v různou dobu, u papoušků šedých je to ve věku 10. – 12. týdnů (Pallardy, 2014). Většina druhů papoušků pohlavně dospívá mezi 2 – 5 rokem, ale menší druhy papoušků pohlavně dospívají i dříve (Parr a Juniper, 2010 s. 24).

Většina druhů papoušků, u kterých byla socialita popsána, je alespoň část roku společenská a tvoří malá hejna nebo alespoň páry. Přitom se nemusí vždy jednat o páry heterosexuální, jak bylo zjištěno například u papoušků mniších (*Myiopsitta monachus*), (Hobson et al. 2014). Papoušci jsou tedy sociální, ale velikost hejna se může velmi lišit. Adaptivní význam lišící se úrovně sociality nebyl příliš studován, ale mohl by souviset s efektivitou shánění potravy a anti-predační strategií (Parr a Juniper, 2010 s. 22). Úroveň sociality různých druhů papoušků je dále ovlivněná životním prostředím, a také tím, zda se jedná o období hnízdění či nikoli (Parr a Juniper, 2010 s. 23-24; Gilardi a Munn, 1998; Chapman et al., 1989). Obvyklé je u papoušků i sociální nocování, které je u různých druhů párové, v malých skupinkách i v obrovských skupinách. Sociální nocování dle Parra a Junipera (2010 s. 22) zřejmě jednak snižuje riziko predace, ale také umožňuje předávání informací o tom, kde se nachází potrava. Hypotéza o sdílení informací v nocovištích však nebyla empiricky potvrzena. Chapman et al. (1989) naopak na základě studia papoušků v Kostarice nastolili hypotézu, že velká nocoviště slouží jako místo, odkud se papoušci lépe rozptýlí po území s potravou, a tudíž si při shánění potravy tolik nekonkurují. O složitosti generalizace sociality u papoušků vypovídají studie papoušků v oblasti Amazonie. Většina papoušků zkoumaná v peruánské Amazonii v době nehnízdění, podle poznatků Gilardiho a

Munna (1998), cestuje v malých hejnech okolo čtyř jedinců. Malí a velcí papoušci typicky tvoří menší skupiny čítající maximálně sedm jedinců, což vypovídá o tvoření rodinných hejn v lesnatých prostředích, zato papoušci střední velikosti ve stejné oblasti tvoří spíše ve větší hejna (Gilardi a Munn, 1998).

Úroveň sociality u papoušků je v tomto případě důležitá proto, že indikuje používání sociálních vokalizací a otevírá možnost pro sociální učení vokalizace. U papoušků je, jako u dalších ptáků a savců, pro získání správného sociálního chování zřejmě důležitý vztah s rodiči (Swartz a Rosenblum, 1981). Silný vztah s rodiči vychází ze závislosti na rodičovské péči, na které se podílí samec i samice, protože mláďata papoušků se klubou slepá a nemobilní, tudíž jsou neschopná se o sebe postarat (Blanchard, 1997; Parr a Juniper, 2010 s. 24; Wanker, 1999). Nicméně zatím jediný empiricky doložený sociální vliv rodičů nebo jiných primárních pečovatelů u papoušků se týká naučené vokalizace. Například Berg et al. (2012) u divokých papoušičků vrabčích (*Forpus passerinus*) popsali vertikální přenos populačně specifických volání. Většina výzkumů zabývajících se socialitou papoušků byla provedena na papoušičcích, a proto je nelze zanedbat. Avšak generalizování poznatků získaných na papoušičcích na papoušky žako musí být velmi obezřetné, protože papoušičci se od žaků liší jednak svou velikostí, jednak také prostředím, ve kterém žijí. Wanker (1999) zkoumal mláďata šesti párů papoušičků brýlatých (*Forpus conspicillatus*) chovaných v zajetí a zjistil, že pro jejich další socializaci je stěžejní vztah se sourozenci, případně s vrstevnickou skupinou. Pokud nejsou sourozenecké vztahy možné, papoušci si déle udržují vztahy se svými rodiči a širší vrstevnickou skupinou (Wanker, 1999). Podle jeho pozorování a závěrů správná integrace do širší skupiny umožnila dospělému jedinci papoušička brýlatého vytvořit si stabilní párové pouto, které je důležité při reprodukci (Wanker, 1999). Podobný vývoj socializace je i u člověka. Děti si udržují vztahy jednak s někým, kdo je sociálně zdatnější, většinou s rodiči, dále také vytváří horizontální vztahy se sourozenci nebo vrstevníky, což vede k úspěšné socializaci (Harris, 1995; Hartup; 1989; Kindermann, 1993). Wanker vyvozuje poznatky o sociálních poutech z dlouhodobého studia papoušičků brýlatých chovaných v zajetí. Ačkoliv k této problematice publikoval více studií (například Wanker et al., 1996; Wanker, 1999) stále se jedná pouze o jeden druh papouška. Důkazy pro podobné sociální vlivy u dalších druhů papoušků zatím nejsou.

O socialitě papoušků šedých toho není moc známo, ale jsou monogamní, jako většina zkoumaných papoušků, páry tvoří na celý život a jsou spíše samotářským druhem (Byrne a Bates, 2007; Parr a Juniper, 2010 s. 23). Na druhou stranu bylo vypořezováno, že noční

hnízdiště mohou čítat desítky až tisíce ptáků (Eniang et al., 2008; May, 2004 s. 28; Parr a Juniper, 2010 s. 22). Giret (2012) popisuje jejich socialitu jako komplexní fission–fusion uspořádání, což by odpovídalo spojení samotářštějšího života přes den a nočního sociálního spaní.

2.2.2 Vokalizace papoušků: Kategorizace vokalizací

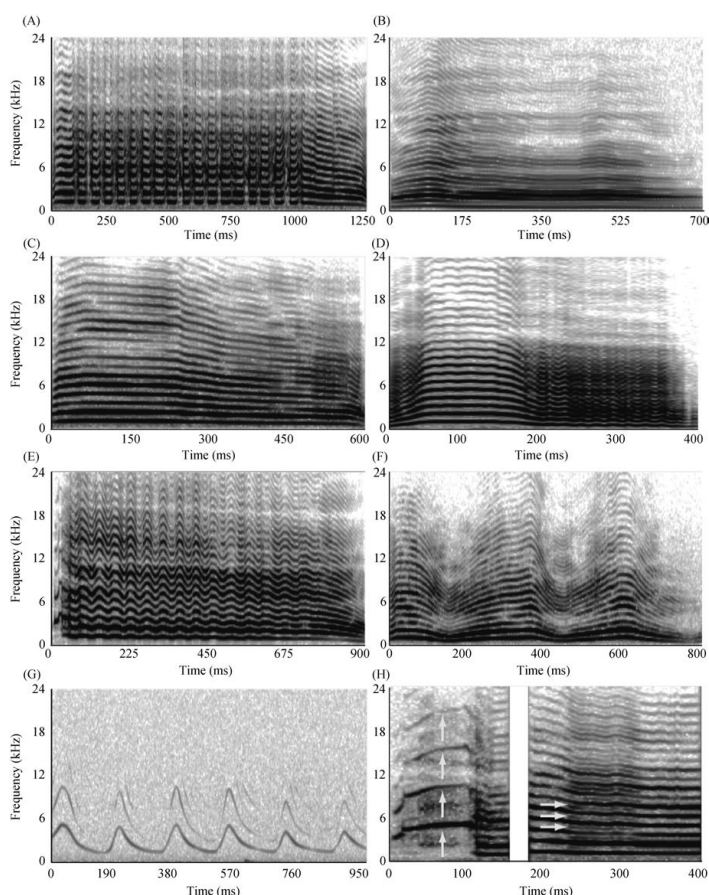
Papoušci produkují různé typy volání. Giret et al. (2012) ve studii papoušků šedých rozdělují jejich přirozenou dospělou vokalizaci podle behaviorální odezvy na: předletové volání, dva typy kontaktního volání, žadonění, párové duety, protestní volání a poplašné volání. Tyto typy volání byly v určité podobě popsány u všech druhů papoušků, které byly zatím studovány.

Druhy a kategorizace volání se většinou v různých studiích liší také v závislosti na druhu papouška. Přestože se klasifikační systémy odlišují, spojovacím prvkem mezi studii jsou právě behaviorální kategorie. Jako příklad klasifikací zde uvádím studii Schwinga et al. (2012), kteří se zabývali repertoárem divokých papoušků *nestor kea* (*Nestor notabilis*) a studii Araújoa et al. (2011), kteří studovali vokalizaci divoce žijících dospělých amazónanů žlutobříchých (*Alipiopsitta xanthops*).

Schwing et al. u *nestor kea* (2012) popsali sedm vzájemně exkluzivních kategorií: *štěbetání*, *mňoukání*, *skřípot*, *skřípavý trylek*, *trylek*, *cvrlikání* a *pískání*. Jako behaviorální kontexty volání ustavili: agonistický, poplašný, altruistický, shánění potravy, hraní si, urovnávání a vzlet. *Štěbetání* se obvykle objevovalo během shánění potravy a letu. *Mňoukání* byla nejčastěji spojena se sháněním potravy a podle autorů nejsou určena příjemci, jsou to soukromá volání. *Skřípot* autoři označili jako kontaktní volání, nejobvykleji jej papoušci produkovali během letu či vzletání, kdy se vyplatí soudržnost skupiny. *Skřípavý trylek* se nejčastěji objevoval při hledání potravy. *Trylek* klasifikovali jako poplašné volání. *Cvrlikání* se jevilo jako velmi variabilní a bylo spojované se hrou. *Pískání* se objevovala v kontextu urovnávání a vzájemného krmení (Schwing et al., 2012).

Obr. 1 Kategorie vokalizace nestor kea (Schwing et al., 2012)

(A) štěbetání; (B) mňoukání; (C) skřípot; (D) skřípavý trylek; (E) trylek; (F) cvrlikání; (G) pískání; (H) měnící se počet harmonií ve volání

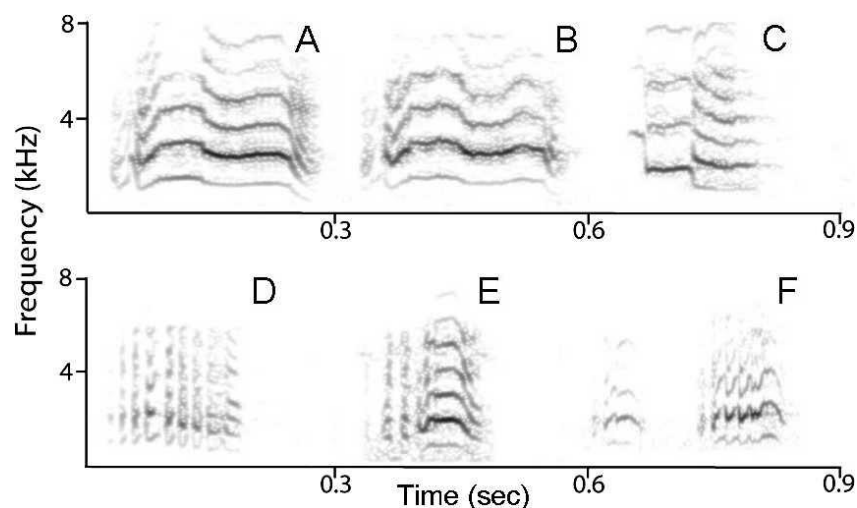


Volání amazoňana žlutobřichého Araújo et al. (2011), rozlišili na volání krátkého dosahu a volání dlouhého dosahu. Autoři se k tomuto rozlišení rozhodli z toho důvodu, že zkoumali také rozdíl velikosti hejna při krmení a při spaní. Hejno na spaní je větší, na jídlo se rozdělují do menších hejn, protože je to poskytuje efektivnější způsob hledání potravy. Proto potřebují také efektivní způsob, jak se menší hejna zase shromáždí a dají o sobě vědět, k čemuž by měla sloužit volání dlouhého dosahu. Volání krátkého dosahu mají umožnit předávání informací na krátké vzdálenosti, a protože nejsou tak silná, měla by snižovat riziko zpozorování predátory. Autoři volání dále podrobněji rozdělili podle behaviorální odpovědi na: *volání letová*, *poplašná volání dlouhého dosahu*, *shromažďovací volání*, *agonistickou vokalizaci I.*, *agonistickou vokalizaci II.*, *strážné volání* a *poplašné volání krátkého dosahu*. Letové volání, v sobě nese druhově specifickou informaci. Poplašné volání dalekého dosahu by mělo sloužit jako upozornění na blížícího se predátora. Shromažďovací volání vzniká z poplašného volání dalekého dosahu tak, že jej téměř zároveň produkuje několik jedinců. Funkcí tohoto volání by mělo být udržování soudržnosti hejna na velké vzdálenosti a dalo

by se tak považovat za určitý typ kontaktního volání (což ale autoři explicitně neříkají). Agonistická vokalizace I. se objevovala během krmení, když se jeden jedinec posadil příliš blízko k jinému, již usazenému jedinci. Agonistická vokalizace II. je, dle pozorování autorů, úzce spojená s první a autoři usuzují, že slouží k uklidnění jednice, který použil I. typ. Strážné volání bylo zaznamenáno pouze při krmení, kdy jeden nebo dva hlídači seděli na vrchních větvích, pozorovali okolí a vydávali tyto zvuky. Jako poslední autoři popsali poplašné volání krátkého dosahu, které zřejmě upozorňuje na bezprostřední nebezpečnou situaci (Araújo et al., 2011).

Obr. 2 Kategorie vokalizace amazoňana žlutobřichého (Araújo et al., 2011)

(A) letové volání; (B) poplašné volání dlouhého dosahu; (C) agonistická vokalizace I.; (D) agonistická vokalizace II.; (E) strážné volání, (F) dvě noty poplašného volání krátkého dosahu



I když se kategorizování u těchto dvou studií liší, konkrétně tím, že jedna studie rozděluje vokalizace strukturálně a druhá podle funkce, spojují je behaviorální kategorie. Obě studie také došly k podobnému počtu kategorií. Porovnání studií ukazuje na to, že na různé druhy papoušků lze používat minimálně podobné behaviorální kategorie. Podobná behaviorální kategorizace by mohla také značit, že některé druhy volání jsou vrozené. Z příkladových studií také plyne, že typy vokalizací, které daný druh papouška používá, jsou úzce závislé na tom, v jakých podmínkách daný druh žije a jaký je jeho styl života. Například nestor kea se spíše schovávají a setkávají se jen s ptačími predátory, a zřejmě proto nedokázali Schwing et al. (2012) v jejich repertoáru rozlišit více než jedno poplašné volání. Námí zkoumaní papoušci, kteří jsou chováni v zajetí tak zřejmě nebudou vykazovat velkou

pestrost například poplašných volání, protože jako zdroj nebezpečí budou zřejmě znát především člověka a mnoho jiných kontextů znát nebudou.

2.2.2.1 Repertoár přirozené vokalizace dospělých papoušků šedých

Vokalizace dospělých papoušků šedých byla již zkoumána jak v laboratorních podmínkách, tak ve volné přírodě. V této práci slouží jako referenční rámec k porovnání s mláděcí vokalizací. Jde v podstatě o konečnou fázi vývoje, i když dospělá vokalizace je do určité míry stále otevřená změnám.

May (2004) v základu rozdělila volání divokých papoušků šedých na *tonální* s jedním dominantním frekvenčním prvkem, *harmonická* se dvěma či více dominantními frekvenčními prvky a *šumová* volání, ve kterých se žádné frekvenční prvky signifikantně neliší ve své amplitudě a také jsou drsnější. Čtvrtou hlavní kategorií vokalizace je hybridní *harmonické-šumové* volání, které má charakteristiky obou předchozích kategorií. V těchto čtyřech základních kategoriích rozlišila 39 typů volání; konkrétně 18 tonálních typů, 11 akustických typů, 5 šumových typů a 5 hybridních typů. Dále u žáků pozorovala také duety, ve kterých jsou kombinovány všechny kategorie a vokální sekvence, které postrádají jasný vzorec (May, 2004 s. 118). Naproti tomu Kůrková (2011) na základě akustické a spektrogramové analýzy vokalizace papoušků šedých chovaných v zajetí stanovila 70 kategorií zvuků a 18 nadkategorií.

Bradbury (2003) rozlišil u papoušků 9 typů volání podle situace: hlasité kontaktní volání, tiché kontaktní volání, předletové volání, žadonění, párové duety, trylky, agonistické protestní volání, nouzová volání a poplašná volání. Na tuto klasifikaci navazují studie, které se zabývají přímo papoušky šedými. Giret et al. (2012) popsali poplašná volání, volání při nabuzení – hlavně při létání, agonistická protestní volání, dožadující se volání a kontaktní volání. May (2004) připsala největší komunikační hodnotu tónickým a harmonickým voláním. Harmonická volání studovaní papoušci produkovali před společným připravováním se ke spánku. Podobně jako Giret et al. (2012) odhalila, že určitý typ tonálního volání lze považovat za hlasité kontaktní volání a jiné za tiché kontaktní volání. Jedno z šumových volání, autorkou označené jako „skřehotání“, odpovídá předletovému volání. Agonistické protestní volání je reprezentováno šumovým vřeštěním v reakci na agresi nebo hrozbu. Nouzová volání se objevovala ve formě „křiku“ ve chvílích uvěznění nebo ohrožení. May (2004) popisuje i poplašná volání, ale ne v reakci na predátora. Poplašné volání reagující na predátora objevili až Giret et al. (2012), ale nezaznamenali, že by

papoušci ve voláních rozlišovali druh predátora. Toto volání produkovali jen papoušci chováni ve skupině, jednotliví papoušci u chovatelů nikoli. Proto se autoři domnívají, že poplašná volání jsou sociálně naučená. May (2004) dále zaznamenala párové duety a švitoření, u kterých si ale netroufla přesně určit kontext a Giret et al. (2012) dále zmiňují *dožadující volání*, která se vyskytují v situaci, kdy jedinec něco chce (v kontextu studie jídlo nebo hračku). Giret et al. (2012) zároveň upozorňují na to, že vokalizace nemusí odrážet situace, ale jen vnitřní naladění papouška a také na to, že izolované skupiny si mohou vyvinout svá populačně specifická volání, která jsou poté sociálně naučená. To znamená, že pozorovaná volání nemusí být shodná ve všech populacích papoušků šedých, ať už se jedná o populace divoké nebo chované v zajetí.

Pro naše záměry zřejmě postačí jednodušší klasifikace typů vokalizací. Nepředpokládáme, že mláďata budou mít tak pestrý repertoár jako dospělí papoušci a obzvláště v brzkých dnech po vyklubání. Také zřejmě nenajdeme tolik vokalizačních kontextů, protože mláďata se nacházela na velmi omezeném prostoru, kde se setkávala jen s minimem přímých fyzických podnětů. S vokálními podněty z vnějšího prostředí se setkávala neustále, ale protože trávila většinu času v budkách, nemohla úplně znát jejich kontext. Vzhledem k tomu, že papoušci zřejmě získávají většinu kontextuální vokalizace učením, mláďata by ji neměla v tak brzké době znát.

Tabulka 2: Porovnání kategorizace vokalizací u různých druhů papoušků

	Typy volání	Behaviorální kategorie
Nestor kea (Schwing et al., 2012)	Štěbetání, mňoukání, skřípot, skřípavý trylek, trylek, cvrlikání, pískání	Agonistické, poplašné, altruistické, shánění potravy, hraní si, urovnávání vzlet
Amazoňan žlutobřichý (Araújo et al., 2011)	Volání krátkého dosahu a volání dalekého dosahu	Letové, poplašné volání dlouhého dosahu, shromažďovací volání, agonistická vokalizace I., agonistická vokalizace II., strážné volání, poplašné volání krátkého dosahu
Papoušek šedý (Giret et al., 2012; May, 2004)	Harmonická, tonální, šumová, hybridní, švitoření, párové duety	Tiché kontaktní volání, hlasité kontaktní volání, předletové volání, agonistické protestní volání, nouzové volání, poplašné volání, dožadující se volání

2.2.3 Vokalizace papoušků: Vrozené a naučené

Užívání volání v podobných situacích a tedy jejich univerzálnost poukazuje na to, že tato volání jsou do určité míry vrozená (Toft a Wright, 2015 s. 104). Ačkoli je ze studií patrný určitý společný základ vokalizace, při bližším zkoumání lze odhalit odlišnosti ve strukturách volání i mezi jednotlivci téhož druhu (Toft a Wright, 2015 s. 113). Důležitou součástí vývoje repertoáru papoušků je tak individuální i sociální učení. U papoušků, hlavně u těch, kteří se dožívají vysokého věku, je učení důležitou součástí vývoje jedince. Papoušek se musí naučit, jak rozpoznat kvalitu potravy, kde ji hledat i jak se k ní dostat. Učí se také vokalizace specifické pro svou skupinu a kontexty užití různých volání (May, 2004 s. 31). Papoušci se rodí s predispozicí k naučení se velkého množství různých vokalizací, stejně jako člověk, ale na rozdíl od člověka dokáží věrně reprodukovat i zvuky jiných druhů (Colbert-White et al., 2014). Nejviditelnějším důkazem této schopnosti je jednak imitace jiných druhů ptáků, a jednak také imitace lidské řeči (Pepperberg, 1999, Giret et al., 2012, May 2004 s. 348). To, že je většina vokálního repertoáru papoušků naučená, potvrdili i Giret et al. (2012) na základě studia repertoáru papoušků šedých. K tomuto závěru došli porovnáním vokalizace papoušků šedých chovaných v zajetí a jedinců vyskytujících se ve volné přírodě. Ve studiích zabývajících se repertoárem papoušků nestor kea (Schwing et al. 2012) a amazoňanů žlutobříchých (Araújo et al., 2011) se autoři přímo nezmiňují o tom, zda pokládají vyzorovaný repertoár za vrozený nebo naučený. Avšak Schwing et al. (2012) se zmiňují o tom, že některá volání se objevují již u nejmladších jedinců. Konkrétně se jedná o volání, které označují za kontaktní a které má také malou individuální variabilitu, což by mohlo ukazovat na jeho vrozenost. Zato trylková volání, která tyto papoušci používají v poplašných situacích, jsou dle pozorování Schwing et al. (2012) velmi individuální a produkují je spíše dospělí, tedy zkušenější jedinci. To by mohlo znamenat, že jejich trylková volání jsou naopak naučená. Papoušci se tak zřejmě, podobně jako člověk, učí většinu svého vokálního repertoáru, minimálně co se týče její kontextualizace. Některé kontexty, jako je varování před predátorem, totiž mladí jedinci neznají a nejprve s nimi potřebují získat zkušenost, aby mohli vokalizace používat správně (Schwing et al. (2012). Za sociálně naučené se pokládají především kontaktní volání. Berg et al. (2012) jsou přesvědčeni, že struktura kontaktního volání se objevila nezávisle na předchozím vokálním vývoji a byly v ní zapojeny atributy vycházející ze vzorců, které mládě slyšelo od sociálních rodičů. Sociální učení kontaktních volání by mělo jedinci poskytnout takové specifické volání, které by mu v dospělosti mělo pomáhat opět se shledat se svými rodiči a sourozenci například

v nočních hnízdištích (Berg et al. 2012; Berg et al., 2013 Bradbury et al., 2001; Buhrman-Deever, et al. 2008).

2.2.3.1 Primární vokalizační situace – žadonění

Za jednu z vrozených vokalizací a celkově vokalizačních kontextů by se dala označit vokalizace v literatuře nazývaná jako *žadonění* (food-begging call). V literatuře není obecně explicitně vyjádřeno, zda se jedná o vrozenou vokalizaci, přímo ji tak označují jen Hall et al. (1997), avšak pro její vrozenost mluví skutečnost, že jde o první kontext, ve kterém se mláďata papoušků, ostatních ptáků i některých savců vyskytují (Brittan-Powell et al., 1997; Hall et al., 1997). Kontext žadonění byl zevrubně zkoumán především na ptácích. Jedná se o druh vokalizace spojený se situací krmení, ale součástí situace je také chování mláďat a odezva rodičů. Kromě vokalizace tak v této situaci má vliv i například pozice těla mláďete, mávání křídlů, natahování krku a strkání (Glassey a Forbes, 2002; Kilner, 2002).

Ohledně funkce žadonění existuje několik teorií. Podle nejranějších teorií má žadonění signalizovat potřebu mláďete, a právě proto na něj rodiče také reagují (Duckworth et al. 2009; Horn a Leonard, 2002; Godfray 1991; Johnstone a Godfray, 2002). Postupně získala na síle teorie založená na kompetici sourozenců a konfliktu rodič-potomek. Podle této teorie se mláďata snaží každé samo za sebe získat co nejvíce zdrojů na úkor svého sourozence, což zároveň vytváří konflikt s rodičem, protože v jeho zájmu je, aby prospívala všechna mláďata (Trivers, 1974). Pokud tuto teorii vztáhneme na žadonění, v literatuře věnující se této problematice se často má za to, že mláďata, která intenzivněji žadoní, dostanou také více potravy (Glassey a Forbes, 2002; Johnstone a Godfray, 2002; Kilner, 2002; Ricklefs, 2002). Kompetice je u některých druhů dokonce natolik agresivní, že vede i k bratrovraždě (Soler, 2001). Součástí kompetice mezi sourozenci by mělo být „neupřímné“ používání signálu, čímž by mláďata měla dosahovat toho, že získají více zdrojů. Kompetice by tak zvyšovala možnost, že žadonící chování mláďat nebude odrážet skutečnou fyzickou potřebu ptáčat, mláďata by tedy měla žadonit, ačkoli nemají hlad (Chappell a Bachman, 2002; Johnstone a Godfray, 2002). Hypotéza signalizace však oponuje, že upřímnost volání je udržována cenou, které volání vyžaduje. Podle tohoto předpokladu se volání skutečně vyplatí pouze těm, kteří jídlo opravdu potřebují, zároveň však v tomto signálu může být zohledněna i kompetice mezi sourozenci (Johnstone a Godfray, 2002). Cena nebo náklady, které jsou součástí žadonění, se vztahují především k energetické spotřebě a riziku predace (Chappell a Bachman, 2002; Haskell;2002; Horn a Leonard, 2002; Price et al., 2002). Avšak studie Chappella a Bachmana, (2002) specializující se na energetické náklady metabolismu,

kteře ptáčata musí při žadonění vyvinout, nepotvrdila, že by tyto náklady byly nějak závratné. U všech doposud studovaných druhů byly energetické náklady spíše malé v porovnání s celkovým množstvím energie, které má mládě k dispozici (Chappell a Bachman, 2002). Zároveň také nebylo potvrzeno, že by rizika predace při žadonění měla velký vliv na užívání žadonění (Price et al., 2002; Haskell, 2002). I přesto jsou autoři (například Haskell, 2002; Horn a Leonard, 2002), kteří tvrdí že mládřata různých druhů přizpůsobují svá volání podle prostředí, konkrétně podle typu hnízda a predaných rizik. Horn a Leonard (2002) uvádí, že se parametry žadonění u konkrétních jedinců mění, což může být podle nich způsobeno skutečnou momentální potřebou, snahou o manipulaci, kompeticí se sourozenci, ale také snahou o to, aby mládě slyšeli jen rodiče nikoli predátoři.

Přestože je žadonění velmi často připisována právě kompetitivní funkce, jsou i teorie, které říkají, že žadonění může zároveň mít i funkci vyjednávací nebo dokonce kooperativní (například Roulin, 2002). Přestože neexistuje jasná shoda o nákladnosti žadonění, pokud by bylo žadonění nákladné, pak by podle této teorie bylo pro některá mládřata výhodnější z kompetice ustoupit, pokud by náklady převyšovaly výhody (získané jídlo). Každé mládě má jiný hlad v jinou dobu, jejich motivace ke kompetici by měla být odlišná mezi jedinci i při různých krmících situacích. Roulin (2002) se domnívá, že mládřata potřebu nesignalizují jen rodičům, ale také sourozencům. Když rodiče nejsou v hnízdě, sourozenci jeden druhému signalizují, jak velkou potřebu mají. Když se objeví rodiče, mládřata žadoní na základě svých potřeb a na základě výsledků „vyjednávání“ mezi sourozenci, které proběhlo předtím, než se rodiče vrátili do hnízda. Vyjednávání tak, podle této teorie, slouží jako prostředek, díky kterému ptáčata šetřii energii, kterou by jinak použila na získání jídla. Tak se redukuje sourozenecká kompetice a zároveň i náklady. Wilson a Clark, (2002) v kontrastu s teorií kompetice tvrdí, že žadonění může mít funkci skupinové komunikace. Součástí tohoto volání je environmentální kontext. Objevuje se totiž v případě, když je rodič v hnízdě, ale i když přítomen není, a proto může toto volání, podle této teorie, fungovat i jako volání o pomoc na velké vzdálenosti. V tomto případě by mohli všichni sourozenci, dle této teorie kooperovat. Z literatury tak není zcela jasné, jaká je hlavní funkce žadonění, většina autorů se však přiklání k signalizační či kompetitivní funkci.

Žadonění se zdá být také ovlivněno vývojem a stárnutím jedince. Studie Duckworth et al. (2009) na buňřácích útlozobých (*Pachyptila belcheri*) ukázala, že se s rostoucím věkem mění parametry žadonění. Autoři našli i rozdíly v akustických parametrech mezi jedinci, ale tyto odlišnosti nesloužily k manipulaci rodičů za účelem většího příjmu jídla. Rozdíly

v parametrech a v tom, jak zní hlas jednotlivců, mohou být dány geneticky a mění se s věkem. I když existují individuální rozdíly, tak dospělí podle nich svá mláďata individuálně nerozeznávali. Mláďata si vymohla víc jídla, čím déle žadonila a používala více volání než tím, že by měnila rysy volání. Z toho vyplývá, že žadonění prochází změnou v závislosti na věku a že změna parametrů žadonění nebyla v tomto případě pod volní kontrolou mláďat, ale přišla právě s přibývajícím věkem.

Výzkum žadonění u hnízdních parazitů, jako jsou kukačky a vlhovci, ukázal, že žadonění nemusí být v některých případech jen vrozené, ale může být také ovlivněno procesem učení. Mláďata těchto druhů jsou velmi přizpůsobivá a podle studií přizpůsobují žadonící volání na základě odezvy dospělých „pěstounů“, dokud nedosáhnou parametrů žadonění toho druhu, u kterého parazitují (Liu et al., 2015). Avšak u neparazitujících druhů byla změna parametrů žadonění přisouzena pouze věku. Není tak jasné, jestli je žadonění u neparazitujícího druhu ovlivněno učením.

Žadonění bylo popsáno a studováno také přímo u papoušků (například Berg et al., 2013; Brittan-Powell et al., 1997; Hall et al., 1997; Krebs, 2002). Dosavadní studie ukazují, že kompetice v papoušcích hnízdech jsou malé, možná z toho důvodu, že rodiče mají pod kontrolou rozdělování jídla (Krebs, 2002). U altriciálních ptáků je žadonění mláďat a strategie krmení od rodičů výsledkem komplexních interakcí mezi mláděcím chováním a rodičovskou odpovědí. Rodiče tím, že kontrolují potravu, mohou snižovat kompetici, protože velcí jedinci si nemohou veškeré jídlo monopolizovat (Krebs, 2002). Míra žadonění je u papoušků u různých mláďat variabilní a není tak snadno spojená s tím, že má jedinec hlad. Studie ukázaly i na rozdíly mezi samci a samičkami. Mladé samičky a samci žadoní v různé míře a mohou mít různé žadonící strategie. U andulek i rozel Pennantových (*Platycercus elegans*) žadonily samičky o 50% více než samci. V případě hladovění samice také žadonily intenzivněji než samci (Krebs, 2002; Stamps et al. 1989). Papoušci se v žadonění liší od ostatních ptáků tedy především v tom, že u papoušků rodiče aktivně ovládají rozdělování jídla mláďatům a tím se zřejmě také snižuje kompetice mezi sourozenci (Krebs, 2002).

Na základě literatury lze usuzovat, že žadonit budou i mláďata papoušků šedých a že se bude jednat o jednu z primárních situací. Dle studií prováděných přímo na papoušcích se dá spíše předpokládat, že mláďata nebudou příliš kompetitivní a žadonění bude mít spíše signální funkci.

2.2.4 Vokalizace papoušků: Papoušek šedý Alex a jeho učení

Papoušci šedí byli již mnohokrát zkoumáni, co se týče jejich schopnosti imitace lidské řeči. Dále se zkoumá rozsah jejich kognitivních schopností. Nejznámější práce zabývající se vokalizací a kognicí papoušků šedých publikovala Irenne Pepperberg. Na to, jak papoušci šedí vnímají zvuky, zatím nebyla provedena žádná studie, ale vzhledem k tomu, že mají schopnost věrně napodobovat lidské hlásky, musí vnímat zvuky stejně tak dobře a v podobném rozsahu jako člověk (Pepperberg, 2010). Velká část článků, které Pepperberg publikovala, se věnovala konkrétnímu papouškovi šedému jménem Alex, který vykazoval celou řadu schopností od vokální imitace člověka přes kategorizaci, rozlišení stejného a odlišného až po koncepci počtů (Pepperberg, 2006a; 2006b). Zásadním poznatkem pro tuto práci je, že Pepperberg přisoudila papoušku Alexovi vokální hru, tedy to, co u dětí předchází a je také součástí žvatlání (Pepperberg, 1999 s. 210; 2010). Součástí této vokální hry je „monolog“, což je aktivní procvičování komunikace. Monolog bývá rozdělován na *soukromý*, produkovaný o samotě a *sociální*, používaný v sociálním kontextu. Užití v sociálním kontextu se typicky objevuje, když jsou poblíž potenciální příjemci informace, ale tento monolog nemá obvyklou komunikační funkci. Soukromý monolog se vyznačuje procvičováním nově naučeného zvuku (Kuczaj, 1983). V takové situaci se jedinec nemusí bát následků při neúspěchu. Při používání v sociální interakci hrozí, že jej bude někdo opravovat či přerušovat, což má za následek zpomalení dalšího učení. Naopak soukromý aspekt podle všeho může učení urychlit, protože děti nemusí hledět na správnou gramatiku a sémantiku (Pepperberg, 1999 s. 211; Pepperberg, 2010; Kuczaj, 1983). U papouška Alexe se měl objevovat soukromý aspekt monologu, a to ve chvílích, když byl sám v kleci. Pepperberg et al. (1999) tak usoudili na základě toho, že některá označení či celé fráze začal produkovat po minimálním procvičování a bez přítomnosti učitele. Proto jej v kleci odposlouchávali a zjistili, že si nové vokální projevy trénuje sám. Jev podobný vokální hře by podle Pepperberg (1999 s. 212) měl být přítomný i u jiných druhů, včetně papoušků učících se přirozené vokalizace. Pepperberg však studovala vokální hru na papouškovi Alexovi a jeho učení se anglickým hláskám a slovům a i tak mu přisoudila jen určitý stupeň vokální hry.

Protože jedním z cílů této práce je mapování rané vokalizace papoušků, máme příležitost ověřit, zda lze v přirozeném vokálním vývoji papouška šedého nalézt něco, co by odpovídalo vokální hře. V případě, že ji skutečně nalezneme, v dalším kroku bychom se mohly pokusit identifikovat, zda bude mít soukromý i sociální aspekt.

2.2.5 Vokální ontogeneze papoušků

Vokální ontogeneze papoušků šedých v podstatě nebyla studována, jistě ne od vyklubání. Částečnou studii jejich vokální ontogeneze vypracovali Giret et al. (2012), avšak papoušky nahrávali až od 3 měsíců věku, kdy mají papoušci repertoár už velmi podobný dospělé vokalizaci a nemohli tak reflektovat změny v rané ontogenezi.

O něco podrobněji byla vokální ontogeneze zkoumána na jiných druzích papoušků, avšak velmi raný vokální vývoj byl zmíněn jen v několika studiích (např. Berg et al, 2013; Brittan-Powell et al. 1997; Hall et al., 1997). Ve studiích divokých papoušků bývají studovány celé populace, kde se zároveň vyskytují všechny věkové kategorie, ale obvykle nebývají rozlišovány. Schwingovi et al. (2012) se díky různým zbarvením podařilo u nestor kea rozlišit různě staré jedince, ale nejmladší skupinu definovali „do jednoho roku věku“, z čehož vyplývá, že ani oni neměli možnost sledovat vývoj nejranějších vokalizací. Ze studií ale lze vyvodit, že první zvuky jsou produkovány ihned po vyklubání. Prvním typem volání by mělo být právě *žadonění*. Brittan-Powell et al. (1997), kteří studovali andulky, rozdělují žadonící vokalizaci do dvou fází. Na první pasivní, kdy se mládě ještě není schopné samo krmit, a na druhou aktivní, kdy je žadonění intenzivní a mládě se dokonce i agresivně dožaduje nakrmení. Tato fáze by měla trvat až do opeření a žadonění by dokonce mělo postupně přecházet do kontaktního volání (Brittan-Powell et al., 1997). Berg et al. (2013) naproti tomu u papoušičků vrbčích pozorovali nahrazení žadonění kontaktním voláním až v době prvního letu. Ačkoli tito papoušci také produkují žadonění po celou dobu vokálního vývoje, autoři ho nepovažují za nutný prekurzor pro kontaktní volání. Podle jejich pozorování spíše odráží momentální potřeby mláděte, což jsou péče a krmení (Berg et al., 2013). Není příliš jisté, jestli papoušci šedí mají kontaktní volání, ale May (2004) a Giret (2012) jim tento druh volání přisuzují. A to jednak na základě spektrogramových analýz, jednak na základě situačního kontextu volání. Ani jedna ze studií se však nezabývala žadoněním u papouška šedého, a proto zatím nelze učinit závěr, zda je žadonění u tohoto druhu papouška prekurzorem ať už přímo pro kontaktní volání, nebo pro jinou část přirozené vokalizace.

V průběhu ontogeneze se volání často postupně prodlužují, mění se jejich intenzita, objevují se volání s opakující se frekvencí a celkově se rozšiřuje repertoár (Berg et al., 2013; Brittan-Powell et al., 1997; Hall et al., 1997). Kromě žadonění nebývá příliš popisován kontext další mláděcí vokalizace. Lze to přičíst nepřehlednosti v budkách nebo ve hnízdech, a tudíž nemožnosti jednotlivé situace identifikovat. Je také možné, že dokud nejsou mláďata

vystavena širší socializaci, neobjevují se mimo žadonění žádné jiné vokalizace, které by byly pevně spjaté s určitým kontextem. Například u andulek má být vokalizace široce ovlivněná sociálním učením a sdílením kontaktních volání až v 8. – 9. týdnu (Brittan-Powell et al., 1997).

2.2.5.1 Faktory ovlivňující změny ve vokalizaci papoušků

Změny ve vokalizaci úzce souvisí s měnící se fyzickou stavbou, změnami v mozku a také vlivem sociálního učení, které u papoušků trvá po celý život, podobně jako u lidí (Berg et al., 2013; Colbert-White et al., 2014; Hall et al., 1997). Důkazem sociálního učení u papoušků je, že každá populace má podle všeho svá specifická volání a každý člen má svůj vokální podpis (Giret, 2012; Wanker et al., 2005). Toto vytváří paralelu s lidmi v tom smyslu, že každý člověk má své jméno, které je ve zvukové podobě jeho vokálním podpisem a vlastní jméno je také jedním z nejrannějších a nejvíce používaných slov, které dítě slyší. Tudíž je to jedno z prvních dospělých slov, u kterých děti rozpoznávají akustický vzorec (Berg et al., 2012; Mandel et al., 1995). Berg et al. (2012) ve studii divokých papoušičků ukázali, že podobný proces může probíhat i u papoušků. Kontaktní volání mládřat bylo podobnější tomu od jejich primárních pečovatelů než od papoušků v jiných hnízdech, i když polovina mládřat byla vychována náhradními rodiči. To ukazuje na skutečnost, že kontaktní volání mládřat je ovlivněno dřívější zkušeností s kontaktním voláním primárních pečovatelů, jde tedy o vertikální ovlivnění skrze sociální učení, což potvrdili i Brittan-Powell et al., (1997) u andulek. Vokalizace u papoušků, podobně jako u člověka, slouží k udržování silných pout, která trvají celá léta. Papoušci, stejně jako lidé, udržují pouta i mimo období rozmnožování, na rozdíl od zpěvných ptáků, kteří vokalizaci používají na udržení pout jen v obdobích rozmnožování (Colbert-White et al., 2014; Catchpole a Slater, 2008 s. 10; Kroodsma a Miller, 1996 s. 449).

2.2.5.2 Paralelnost vokálního vývoje papoušků a dětí

Z dosavadních poznatků můžeme usoudit, že papoušci a lidé zřejmě mají podobné sociální předpoklady, ať už jde o život ve větších skupinách nebo o sociální učení vokalizace, které není věkové přímo omezené. To nám také dovoluje usuzovat, že najdeme paralely ve vývoji rané vokalizace dětí a mládřat papoušků šedých. Jako potvrzení existence určitých paralel může sloužit práce Halla et al. (1997), kteří hledali paralely ontogeneze vokalizace papoušků a lidí ve studii srovnávající „stádia“ negramatické vokalizace dětí a vývoj vokalizace andulek. Z výsledků vyplývá, že vývoj vokalizace a dětí a andulek vykazuje podobné kroky. U obou se nejprve vyskytují vrozené úzkostné vokalizace, které slouží

k dovolání se krmení a péče. Tyto vokalizace poté dozrávají a později jsou nahrazeny nevyzrálými přechodovými vokalizacemi. I ty s věkem dozrávají a postupně nabývají akustických charakteristik sociálně naučených vokalizací. Nakonec jsou nahrazeny sociálně naučenými vokalizacemi (Hall et al. 1997). Ačkoliv jsou andulky mnohem menší papoušci a od papoušků šedých se liší i svými vokalizacemi, není důvod předpokládat, že by podobný přístup nešel aplikovat i v případě srovnávání rané dětské vokalizace a vokalizace mláďat papoušků šedých.

2.3 Předpoklady a účel komparace vývoje vokalizace

Srovnávání druhů, které nemají moc společného, by zřejmě nemělo příliš smysl. Poznatky z literatury však naznačují, že v tomto případě podobné srovnání smysl má, protože ačkoli jsou mezi srovnávanými skupinami rozdíly, lidé i papoušci jsou sociálními druhy a jako takoví mají repertoár vrozený i sociálně naučený, a to dokonce přes vokální imitaci. Protože se další učí vokalizace přes imitaci, jsou obě skupiny závislé na správném sluchovém vstupu. Pokud dítě neslyší, nedokáže se natolik zlepšit ve žvatlání jako jeho slyšící vrstevníci, podobný jev byl pozorován i u hluchých mláďat andulek, které pravděpodobně vlivem svého handicapu neprodělají přechod mezi raným přechodnými vokalizacemi a zralými přechodnými vokalizacemi (Hall et al., 1997; Oller a Eilers, 1988; Stoel-Gammon a Otomo, 1986). U papoušků i lidí možnost učit se něco nového trvá po celý život a jejich vokální repertoár má tak tendenci se neustále rozšiřovat a pozměňovat.

Podobnosti existují i na neurální úrovni. Dle studií najdeme podobnosti mezi dětmi a ptáky také v tom, jak jsou vrozené a sociálně naučené vokalizace implementovány v neurálních substrátech. Několika studiemi bylo potvrzeno, že u lidí i ptáků jsou vrozené a sociálně naučené vokalizace na různých, ale částečně se překrývajících substrátech (Hall et al., 1997; Jarvis, 2006; Wilbrecht a Notteohm, 2003). Různé neurální substráty dozrávají v různou dobu, což může být, dle Halla et al. (1997) také jednou z příčin změn ve vokálním vývoji. Podobnosti ve vývoji vokalizace papoušků a rané vokalizace dětí mohou ukázat na to, jaké proměny jsou ve vokálním vývoji stěžejní. Případné paralely totiž ukazují na konvergentnost v určité části evolučního vývoje, a pokud jsou některé změny pro oba druhy společné, může to znamenat, že hrají ve vývoji důležitou roli. Je také možné, že schopnost vokálního učení předcházela schopnosti naučit se a používat jazyk. Papoušci mohou proto být, podobně jako zpěvní ptáci (Wilbrecht a Notteohm, 2003), modelem pro studii ontogeneze, anatomie a evoluce vokálního učení, což přináší také hlubší pohled do vývoje lidského jazyka.

3. Cíle

Cílem práce bylo popsat ontogenezi přirozené vokalizace papoušků šedých od vylíhnutí do 11. týdne věku. V první řadě jsme měly za cíl určit potenciální kategorie volání u mláďat do tří měsíců věku a vymezit kritéria, podle kterých je možné zvuky do jednotlivých kategorií zařazovat. Při mapování repertoáru jsme také chtěly zjistit, v jakých situacích mláďata vokalizují, abychom následně určily, zda existuje souvislost jednotlivých typů vokalizace se specifickými situacemi. Vzhledem k tomu, že z videonahrávek bylo často nemožné rozpoznat, kdo přesně daný zvuk vydal, individuální rozlišení papoušků je v práci zmíněno jen okrajově.

Po ustavení kategorií bylo dalším cílem vyvodit určité vývojové milníky či fáze vývoje vokalizace, které by dále umožnily teoretické srovnání ontogeneze vokalizace papoušků šedých a ontogeneze rané dětské vokalizace, jak ji popisuje literatura.

4. Metodologie posuzování repertoáru

4.1 Subjekty a prostředí

Zkoumanými subjekty byla čtyři mláďata papoušků šedých. Jednalo se o tři sourozence patřící divokému páru chovanému ve voliére, Jurubě a Durosimovi. Ta byla nahrávána takřka od vylíhnutí, přičemž první dvě se vylíhla 26. června a 29. června, třetí mládě se vylíhlo 2. července 2013. Jednalo se o dva samce Benyho a Robina a samičku Kaimu, a přičemž samci byli přibližně ve věku měsíce a půl odebráni z budky a předáni chovatelům. Samička tedy od té doby zůstala v budce sama. Čtvrté studované mládě, samička Jaríňa II. (dále jen jako Jaríňa), patřila k druhému páru Jaríňa a Járo, kterým se ze tří vajíček vylíhlo jen jedno a to 31. července 2013.

Rodiče mláďat byli v juvenilním věku odchyceni ve volné přírodě. V přirozeném prostředí zřejmě nepobyli moc dlouho, ale nějaké zkušenosti s vokalizací a s jejími kontexty ve volné přírodě od divokých jedinců získat mohli. Po odchycení už žili jen v laboratorních podmínkách s jinými papoušky šedými a dostávali se do kontaktu s lidmi.

Mláďata trávila většinu času ve dřevěných budkách umístěných ve voliére. Oba dospělé páry byly umístěny ve stejné voliére, ale voliéra byla v době hnízdění přepažená a průchod mezi oběma částmi nebyl možný. V každé části tak byl jeden pár se svou budkou. Mláďata od různých párů se proto do vylétnutí nesetkávala. Voliéra se nachází v budově, kde jsou chováni i ochočení papoušci, ale jsou v jiné místnosti, přičemž slyšet se mohou velmi omezeně, nejzřetelněji ve chvíli, kdy jsou otevřená okna. Papoušci se dostávali do interakce s lidmi, obvykle při úklidu budky. Mláďata mohla slyšet zvuky ostatních papoušků vně budky a také hluky z prostředí vznikající například při úklidu budovy, při rozhovoru mezi lidmi, při bouřce nebo prudkém dešti.

4.2 Nahrávání vokalizací

Nahrávání probíhalo třemi způsoby. Jako první se do budky se třemi ptáčky (budka Kaima), která byla v první části voliéry, umístila malá kamera. Za tuto budku byl zvenčí umístěn mikrofon a nakonec se tato část voliéry snímala i venkovní kamerou. Z druhé budky (budka Jaríňa) v levé části voliéry byl přibližně prvních sedm týdnů pořizován zvukový záznam, přičemž mikrofon pro záznam byl umístěn uvnitř. Poté se do této budky přesunula vnitřní kamera z budky Kaima a mikrofon byl odstraněn. V době, kdy se očekávalo, že by

Jaríňa měla opustit budku, byla vnější kamera umístěna i před její část voliéry. Detaily k jednotlivým nahráváním jsou uvedeny dále.

Zvuk zevnitř budky Jaríňa byl nahráván přes program i-Sound, tyto nahrávky však nebyly v období zpracování dat do této práce k dispozici. Zvuk zvenčí budky Kaima byl pořízen pomocí mikrofону Shure přes software Sound Forge Pro 11. Nahrávání probíhalo od 28. 6. do 10. 10. 2013. Nahrávky trvají od pěti do jedenácti hodin, podle toho, kolik bylo při nahrávání místa v počítači. Nejvíce se nahrávalo v červenci a srpnu. V červenci byly pořízeny záznamy konkrétně 5. 7., 10. 7., 11. 7., 13. 7., 14. 7., 16. 7., 17. 7., 22. 7., 23. 7., 25. 7. a 30. 7. V srpnu nahrávání pokračovalo 1. 8., 3. 8., 4. 8., 6. 8., 7. 8., 9. 8., 10. 8., 13. 8., 15. 8., 19. 8. a 23. 8. V září byly nahrávky pořízeny od 12. 9. už jen 4 dny (15., 17., 29. a 30. 9.) a v říjnu jen 9. 10. a 10. 10. 2013. Soubory mají koncovku „.frg“ a lze je otevřít jen v programu Sound Forge Pro.

Dále byly před voliérou postupně umístěny dvě kamery, které nahrávaly akce před budkami. Tato videa byla pořizována 23. 9., 24. 9., 26. 9., 4. 10., 6. 10., 8. 10. a 9. 10. 2013. Jedná se o nahrávky ve formátu „.mts“ v rozsahu 37-50 minut a nahrávání bylo spíše nárazové, jsou tedy nahrány jen některé úseky dne.

Jako třetí prostředek nahrávání se používala kamera s nočním viděním (AirLive CU-720 PIR), která byla umístěna dovnitř, na strop dřevěných budek. Kamera byla umístěna nejprve v budce Kaima, přičemž od 29. června do 1. července zde byla dvě mláďata a dvě nevylíhlá vejce, od 2. července zde byla tři vylíhlá ptáčata, čtvrté vejce bylo pravděpodobně neoplozené. Poslední záznam z této budky je z 11. září 2013, přičemž chybí dny mezi 4. a 10. srpnem. Dne 13. září byla kamera přemístěna do budky Jaríňa. Záznamy končí 10. 10. 2013, u Jaríni byl tedy zachycen pouze 7. – 11. týden vývoje, kdy už byla větší a není tak zaznamenána doba bezprostředně po vylíhnutí, protože byla k dispozici jen jedna kamera s nočním viděním. Videa se ukládala ve formátu „.avi“ po pětiminutových úsecích.

Přehled nahrávaných dnů

ČERVEN		
28	29	30

ČERVENEC						
	1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12	13
14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27
28	29	30	31			

SRPEN						
	1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12	13
14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27
28	29	30	31			

ZÁŘÍ						
	1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12	13
14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27
28	29	30				

ŘÍJEN						
	1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12	13
14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27
28	29	30	31			

Legenda	
<i>kurzíva</i>	mikrofon
tučné	Airlive
<u>podtržené</u>	kamera vně

4.3 Analýza nahrávek

Vzhledem k tomu, že nahrávky byly pořizovány dva roky před provedením jejich analýzy, bylo potřeba postupovat po několika krocích od hrubého zmapování dat po detailní klasifikaci zvuků.

4.3.1 Primární prozkoumání nahrávek

Videonahrávky z budek nejprve prošly přes program Sound Forge Audio Studio 10.0, který zvládne otevřít soubory s koncovkou „avi“ jako zvuk. Tímto se urychlilo prohlížení, protože vizuální zobrazení zvukové stopy umožnilo snáze přeskakovat tichá místa nebo místa, kde vokalizovali dospělí papoušci vně budky a mláďata na to nijak neodpovídala. Vokalizace dospělých papoušků nebyla do této práce zahrnuta z důvodu nemožnosti identifikace. Z celých pětiminutových úseků byla volání mláďat vystříhována, a pokud se v celém úseku objevil jen jeden zvuk, uložil se zatím bez úpravy tak, jak byl. Pokud mláďata vokalizovala většinu doby z 5 minutových úseků, ukládaly se celé pětiminutové úseky, zatím také bez úpravy. Zvuky se z tohoto programu ukládaly ve zvukovém formátu „wav“ s nastavením „Default template“ (Audio: 8 000 Hz; 16 Bit; Mono). Videá z voliéry, která měla koncovku „mts“, se analyzovala přes Sound Forge Pro 11.0, u těchto souborů se v programu ukazuje zvuk i video obraz. Video nahrávky sloužily jako srovnání s nahrávkami zvukovými a k určení, popřípadě ověření, kontextu volání. Zvukové nahrávky z vnějšího mikrofonu byly také analyzovány přes Sound Forge Pro 11.0, ale po detailnějším

prozkoumání nahrávek bylo nutné je vyřadit, protože byly špatně identifikovatelné a mláděcí vokalizace byla příliš slabá.

4.3.2 Hlubší analýza – rozdělení zvuků

Do hlubší analýzy vstoupily pouze černobílé videonahrávky z kamer umístěných přímo v budkách. Zvuk z těchto nahrávek sice nedosahoval kvality zvuku z mikrofonu, ale tyto nahrávky byly nejkompexnější a bylo možné je rozřadit. Tyto nahrávky byly také přímo kamerou označeny dnem a měsícem a časovým údajem. Některé zvukové soubory v sobě měly příliš mnoho okolního ruchu nebo byly znehodnocené vlivem momentální vady technologie. Zvuky s podobnými vadami byly vyřazeny. Ačkoli byla primární pozornost zaměřená na vokalizaci, na videu se zároveň také kontrolovaly situace, tedy co se dělo, když mláďata začala vydávat zvuk. Celé pětiminutové úseky byly rozděleny na jednotlivé vokalizace. Výjimku tvořily sekvence žadonění, které byly pokládány za jednu kontinuální vokalizaci, ačkoli se skládají z opakujících se elementů. Opakující se elementy byly pokládány za součást jednoho zvuku, dokud trvala situace krmení nebo dokud nebyla mezi úseky pauza delší než 3 vteřiny. Vokalizace žadonění často přesahovaly i z jednoho pětiminutového úseku do druhého, což mělo vliv pouze na určování průměrné délky trvání žadonění. „Vystříhané nahrávky“ byly hrubě označeny základními kategoriemi a znovu ukládané jako „.vaw“ se stejnými parametry jako v primární analýze.

Tyto zvuky se rozřadily podle týdne a papouška. Od mláďat páru Juruba a Duro bylo nahráváno 11 týdnů s tím, že 2 mláďata (samci) byla odebrána na konci srpna (po 8. týdnu). Od mláďete páru Jarinka a Járo byl nahráván 7. - 11. týden, až potom, co se přestala nahrávat mláďata v budce Kaima. K dispozici tak nebyla data z prvních týdnů, která by musela být natáčena zároveň, což nebylo z technických důvodů možné. Při případném porovnávání individuality vokalizace to není až takový problém, protože Jarinka je o měsíc mladší, tudíž se její nahrávky, z hlediska stáří papouška, překrývají s nahrávkami od Kaimy a jejích bratrů. Z každého týdne pak byly vybrány dva dny (z prvních tří týdnů jeden), které prošly podrobnější analýzou. Pokud to data dovolila, byl vybrán jeden den ze začátku týdne (obvykle první den v týdnu, když nebyl v datech dostupný tak druhý den) a druhý den byl vybrán z druhé poloviny týdne. To zajistilo větší pokrytí týdne. V týdnech, kde byl vybrán jen jeden den, se jednalo o den z počátku týdne. Zvukové nahrávky v těchto vybraných dnech byly s pomocí Sound Forge Pro 11 přímo rozdělovány na jednotlivé zvuky. Některé

vybrané dny nebyly nahrávány celých 24 hodin, ty byly prohlédnuté celé a rozdělené na jednotlivé zvuky. Ve dnech, kdy byly nahrávky pořizovány celých 24 hodin, se ukládané zvuky vybíraly podle kvality zvuku a podle jeho denní frekventovanosti.

Abychom mohly zjistit frekventovanost užití jednotlivých kategorií a podkategorií v jednotlivých týdnech a jednotlivých budkách, vytvořily jsme také systematický vzorek. Z jednoho z vybraných dnů v jednom týdnu se analyzovaly celé úseky podle kritérií 5x10 minut. To znamená, že se z celého dne vybralo pět hodin, z nichž se analyzoval desetiminutový úsek. V tomto úseku se ukládaly a následně rozřazovaly všechny zvuky, které ptáčata vydala. Abychom měly vzorek rozložený do celého dne, vybraly jsme každou čtvrtou hodinu. Pokud to data dovolovala, vybrané hodiny tedy byly: 4, 8, 12, 16 a 20, přičemž desetiminutový úsek byl vybírán tak, aby se pohyboval uprostřed sledované hodiny (tedy například kolem 4:30). Pokud ptáčata v této době nevokalizovala nebo data v uvedených hodinách nebyla k dispozici, vybíral se úsek, který byl nejbližší ustanoveným minutám nebo hodinám.

Použití nesystematického i systematického vzorku bylo nutné z hlediska povahy dat. Samotný systematický vzorek sice zachytil všechny velké kategorie, ale ne vždy pokryl všechny podkategorie, které se v daném týdnu vyskytly. Pouze na základě systematického vzorku by nebylo možné zachytit celistvý obraz vývoje vokalizace. Na druhou stranu jeho přidání do analýzy umožnilo kvantifikaci a přehlednější porovnávání užívání kategorií napříč týdny i mezi budkami.

4.3.3 Rozdělování do kategorií

Při vytváření kategorií jsme uvažovaly o tom, zda se pro mlád'ata papouška šedého dají použít kategorie již vytvořené například pro dospělé jedince nebo kategorie ustavené pro jiné druhy papoušků, které jsou uvedené v teoretické části. Základní kategorie, *žadonění*, *pípání*, *trylky*, *vrzy a hybridy*, vyzorované a utvořené v rámci této práce jsou částečně inspirovány výše uvedenými studii repertoáru dospělců. Nejvíce jsou inspirovány základním rozdělením od May (2004) na vokalizace tonální, harmonické, šumové a šumově-harmonické. Pípané zvuky z naší kategorizace mívají jeden frekvenční vrchol, stejně jako zvuky tonální. Zvuky trylkové mívají více frekvenčních vrcholů a tím se přibližují k harmonickým zvukům. Vrzy jsou v podstatě zvuky šumové, protože nemají žádný frekvenční vrchol. Hybridní zvuky jsou na pomezí vrzů a trylků, což odpovídá Mayině

kategorii šumově-harmonických zvuků. Výjimku tvoří žadonění, které bylo určeno především na základě kontextu, ale to již bylo studováno u řady jiných druhů a u papoušků se o něm zmiňují například Hall et al. (1997) či Brittan-Powell et al. (1997).

Nezákladnější kategorie jsme určily podle funkce, ale protože se nevyskytovalo mnoho unikátních situací, později se přihlédlo i ke strukturální stránce zvuků a poslechově byly vytvořeny základní kategorie. Jako základní kategorie byly ustanoveny: *pípání, trylky, žadonění, vrzy a hybridy*. Abychom zajistily kontrolu rozdělování, posuzovala tyto větší kategorie také nezávislá hodnotitelka, která má zkušenosti s klasifikací vokalizace dospělých papoušků šedých. Základní kategorie byly však stále příliš široké a i poslechově bylo stále možné rozpoznat, že zvuky v těchto kategoriích se mezi sebou liší. Proto byla dalším krokem analýza spektrogramů (v SoundForge Pro 11.0 označované jako sonogramy), pomocí kterých lze detailněji a navíc vizuálně rozlišit změny frekvence a intenzitu volání. Spektrogramová analýza tak poskytla další kritéria pro detailnější rozlišení zvuků, než tomu bylo u určování velkých kategorií pouhým poslechem. Spektrogramy měly frekvenční rozsah 0 – 4000 kHz a byly nastaveny na parametry FFT size: 256; FFT overlap: 75% a smoothing window: Blackman. Při určování podkategorií jsme se se na spektrogramech zaměřovaly především na počet nejvyšších frekvenčních vrcholů; kolísání frekvence; klesající či stoupající tendenci; rozsah frekvence, který zvuk pokrývá; tonálnost nebo naopak šumovost a opakování vzorců. Pro každou podkategorii byl v každém týdnu podle těchto kritérií určen prototyp.

Podkategorie u žadonění, pípání, trylek a vrzů byly vytvářeny na základě kombinace poslechu zvuků a jejich vizuální podoby na spektrogramu. Některé podkategorie jsou rozlišitelné pouhým sluchem (například klesající a stoupající), ale u ostatních je kombinace poslechu s vizuální podobou nutná. Spektrogramová podoba zvuků ukazuje na rozdíly mezi zvuky, které nejsou pouhým poslechem postřehnutelné. Nejvíce podkategorií bylo celkově rozlišeno u žadonění (11 podkategorií), nejméně pak u hybridů, kde nebyly podkategorie vůbec ustanoveny. Zde je ale nutné podotknout, že ne všechny podkategorie se vyskytovaly ve všech týdnech. Například u žadonění postupně ustupují tonální podkategorie a nastupují šumové, není to tedy tak, že by po celou dobu vokálního vývoje mláďata produkovala všech 11 podkategorií žadonění.

Při popisování žadonění používáme označení „segmenty“ od Halla et al. (1997), aby se lépe porovnávaly podobnosti a rozdíly mezi jejich daty a daty našimi. Pro další kategorie

využíváme terminologii využívanou pro ptačí zpěv: tedy elementy (noty), slabiky, které se skládají z více elementů a fráze, která se skládá z opakujících se slabik (Catchpole & Slater 2008 s. 8). Tato terminologie je používána s vědomím, že daná označení nevystihují papouščí vokalizaci tak jako ptačí zpěv, protože papoušci nemají písně, ale používají spíše volání.

Kontexty situací byly určeny na základě pozorování z videa především v prvních krocích kategorizace. Při zaznamenání nového typu vokalizace se na videu zjišťovala situace, ve které byl vydán. Případně se tak ověřovalo, zda zvuk skutečně pochází od mláděte a nikoliv od rodiče. Situace byly společně s časem a druhem vokalizace zaznamenávány do záznamového dokumentu. V analyzovaném dni byla takto zaznamenána každá vokalizace, což kromě vytvoření přehledu situací a jejich frekventovanosti umožnilo také sledovat, jak mláďata vokalizují v průběhu dne.

4.3.4 Omezení analýzy dat

Při rozřazování do kategorií a rozhodování o podobnosti jednotlivých zvuků mělo také pomoci korelování zvuků v programu Raven 1.4, avšak všechny zvuky mají na nejspodnějších frekvencích šum pocházející z prostředí nebo vznikající vlivem technologie. Tento šum by mohl korelace zkreslovat, a proto nakonec nebyly v této práci využity

Vzhledem k tomu, jaké nahrávky byly zvoleny k analýze, nepokoušely jsme se rozlišovat mezi samci a samičkami, protože je na černobílých nahrávkách nebylo možné od sebe rozeznat a navíc samci byli v průběhu nahrávání předáni chovatelům. V rámci této práce jsme se již nedostaly k analyzování nahrávek, které měli poříditi chovatelé, když už měli samečky u sebe. Dané kategorie jsou tedy dělány společné pro obě pohlaví a stejné kategorie platí i pro obě samičky nehledě na individualitu. Ačkoli je kategorizace pro obě samičky shodná, jejich vokální vývoj byl v rámci možností mapován pro každou zvlášť, aby mohly být zohledněny případné individuální vývojové odlišnosti.

Šestý týden v budce Kaima jedenáctý týden budce Jaríňa byl poznamenán nedostatkem dat, který vznikl zřejmě vlivem přesouvání nebo nefunkčnosti techniky.

5. Výsledky

5.1 Druhy mláděcích volání

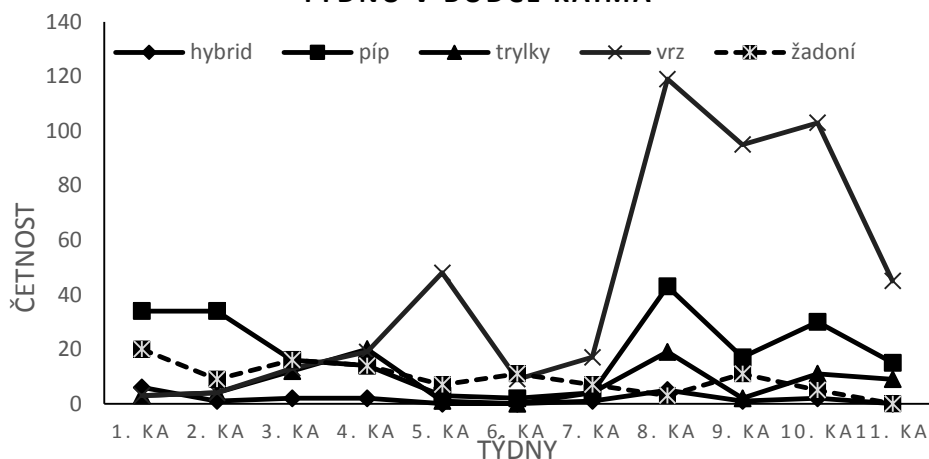
V základu jsme v repertoáru rozlišily kategorie: *žadonění* (Obr. 1a – 1k), *pípání* (Obr. 2a – 2g), *trylky* (Obr. 3a – 3f), *vrzy* (Obr. 4a – 4e) a *hybridy* (Obr. 5a – 5c). Nejdelší dobu trvání mají sekvence žadonění, které mohou trvat nepřetržitě od půl minuty do sedmi minut a s přestávkami i déle. Nejkratší jsou pípavé vokalizace, které nebývají delší než 500 ms. Nejfrekventovaněji užívanou kategorií vokalizace napříč týdny i budkami jsou, podle dat ze systematického vzorku, vrzy, nejméně užívané jsou naopak hybridy (Tabulka 3, Graf 1, 2).

Tabulka 3: procentuální frekventovanost kategorií v systematickém vzorku podle týdne a budky

týden	1.	2.	3	4.	5.	6. ^a	7.	8.	<u>9.</u>	10.	11.
Hybrid Kaima	9	2	3	3	0	0	3	3	1	1	0
Hybrid Jarina							4	1	0	1	0 ^a
Pip Kaima	52	65	27	20	5	9	12	23	13	20	22
Pip Jarina							5	7	25	24	59 ^a
Trylky Kaima	5	8	20	29	2	0	12	10	2	7	13
Trylky Jarina							3	2	7	14	3 ^a
Vrz Kaima	5	8	22	28	81	41	50	63	75	69	65
Vrz Jarina							80	82	59	46	35 ^a
Žadonění Kaima	30	17	27	20	12	50	21	2	9	3	0
Žadonění Jarina							8	9	10	16	3 ^a

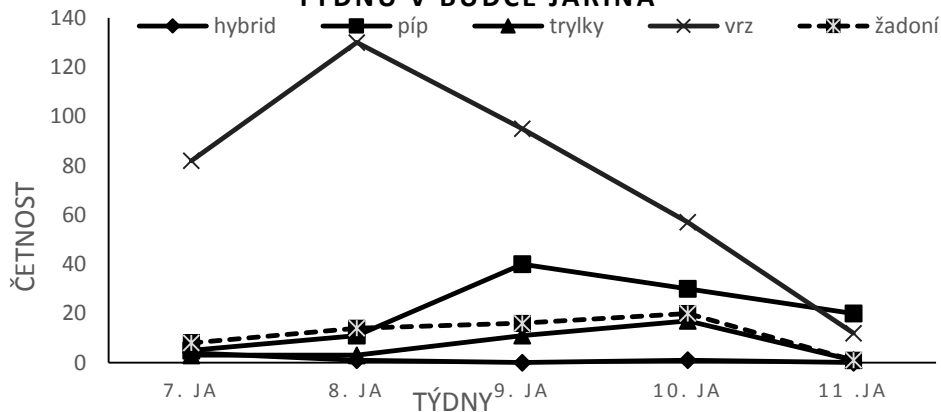
Poznámka: Čísla vyjadřují procentuální zastoupení jednotlivé podkategorie v kategorii pípání v jednotlivých týdnech. ^a ...v daném týdnu je k dispozici menší množství dat. ↓... odstranění samců z budky

GRAF 1: VÝVOJ POUŽÍVÁNÍ KATEGORIÍ BĚHEM TÝDNŮ V BUDCE KAIMA



Poznámka: V 6. týdnu je k dispozici menší množství dat.
V 9. týdnu došlo k odstranění samců z budky.

GRAF 2: VÝVOJ POUŽÍVÁNÍ KATEGORIÍ BĚHEM TÝDNŮ V BUDCE JARÍŇA



Poznámka: V 11. týdnu je k dispozici menší množství dat.

5.1.1 Žadonění

Z akustického a vizuálního hlediska se jedná o sekvenci zvuků (segmentů), které se obvykle pravidelně opakují. Celé sekvence žadonění mají různou délku trvání, také v závislosti na věku papouška (v průměru kolem 3 minut nepřetržitě). Čím jsou mláděta mladší, tím delší sekvence žadonění produkují, volání je také více pravidelné a objevuje se častěji. Prvních šest týdnů se objevují 5 minutové sekvence každou hodinu. Od 7. týdne žadonící sekvence trvá nejdéle 4 minuty a vyskytují se i hodiny, kdy mládě nežadoní. V 9. týdnu je žadonění kratší než 4 minuty a objevuje se maximálně každou druhou hodinu. V 10.

týdnu se žadonění v obou budkách objevilo pouze sedmkrát za den. V posledním týdnu žadonění trvá pouze několik vteřin. Segmentů je v sekvenci žadonění mnoho, přičemž mezi jednotlivými segmenty je pravidelná pauza o přibližné délce 900 - 1200ms. Za jeden celý úsek žadonění jsme považovaly volání, které probíhalo v souladu s pozorovaným kontextem (krmení) a mládě neudělalo delší pauzu (více jak 3 vteřiny).

Na základě poslechu zvuků a jeho visuální podoby na spektrogramu jsme žadonění dále rozdělily na 11 podkategorií: *M*, *obrácené U*, *klesající*, *stoupající*, *vlnky*, *hybridní*, *šumové*, *šum-vlnky*, *šum-klesající*, *šum-kvokavé* a *šum-fleky*. Do tohoto situačního volání se v podstatě zapojuje veškerý repertoár, které má mládě v určitou dobu k dispozici. Od ostatních kategorií se liší právě tím, že se jedná o sekvence, které mají tendenci se opakovat. Žadonění do *M* je sekvence sestávající z několika samostatných trylků do *M* (Obr. 1a). Jeden segment (či element) má dva frekvenční vrcholy, mezi kterými je frekvenční propad. Verze do *obráceného U* má podobu vlnky, přesněji oblouku, který má jen jeden frekvenční vrchol (Obr. 1b). U *klesající* sekvence se u segmentu zleva doprava strmě snižuje frekvence (Obr. 1c), naopak u *stoupající* sekvence se frekvence u jednoho segmentu zleva doprava strmě zvyšuje (Obr. 1d). *Vlnkové* žadonění se zobrazuje jako modulované horizontální linie, tedy se u nich střídavě zvyšuje a snižuje frekvence a jeden segment má tak více než dva frekvenční vrcholy. Vlnky mohou mít po celou dobu přibližně stejnou frekvenci a jevit se tak na spektrogramu horizontálně rovné nebo mohou mít klesající či stoupající tendenci (Obr. 1e). Dosud se jednalo o popis čistých verzí bez šumu. Od 3. týdne se objevují *hybridní* segmenty, které kombinují čisté verze se šumem (Obr. 1f) a ty přibližně od 6. týdne přechází do šumových segmentů. *Šumové* žadonění je akustickou energií, která zasahuje do všech zobrazovaných frekvencí a nemá frekvenční vrchol (Obr. 1g). *Šum-vlnky* (Obr. 1h) a *šum klesající* (Obr. 1i) mají stejnou podobu jako jejich nešumové verze, jen je jejich součástí navíc také šum (neboli větší akustická energie). *Šum-kvokavé* žadonění se zobrazuje jako série šumových horizontálních linií přecházejících v úzké vertikální linie a poslechově připomíná kvokání slepice (Obr. 1j). V posledních týdnech, kdy se žadonění pomalu vytrácí, má tato vokalizace podobu slabšího šumu a takzvaných *šumových fleků*, kdy šum zabírá jen určitou část zobrazovaných frekvencí (Obr. 1k).

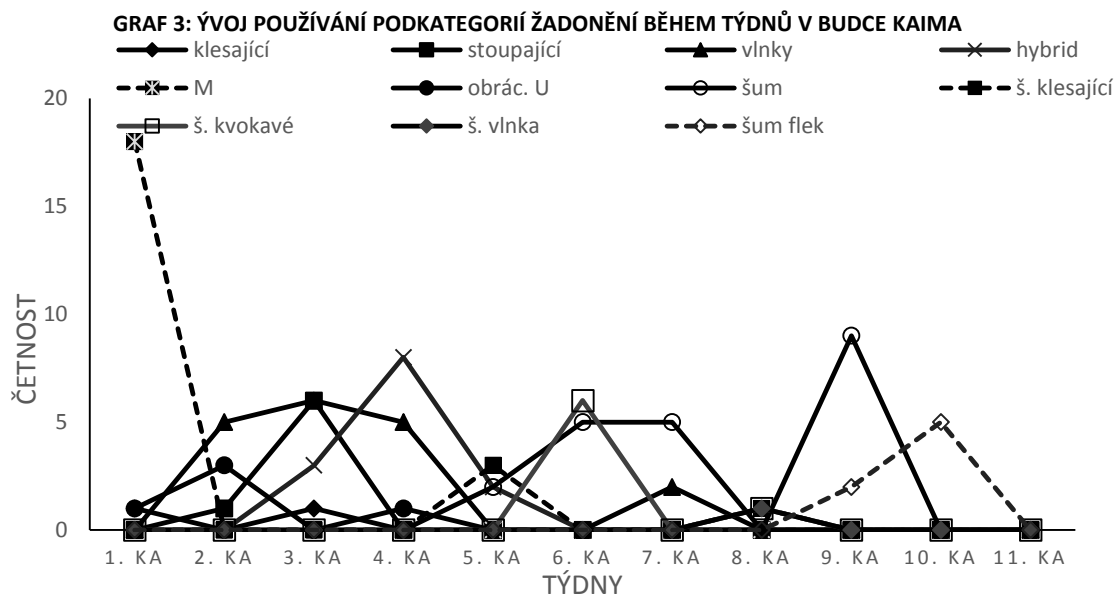
Během týdnů dochází k proměně podoby žadonění. V prvním týdnu je žadonění velmi pravidelné, na spektrogramu vytváří opakující se obrazce *M* nebo *W*. Už ve 2. týdnu se proměňuje, objevují se i nepravidelnější sekvence *M* či *U*, ale stále je zvukově velmi podobné předchozímu týdnu. Od 3. týdne začínají být sekvence vrzavé/šumové a jsou více

nepravidelné. Až do 8. týdne je žadonění převážně vrzavé a nepravidelné, i když se objevují i sekvence klesající nebo sekvence do obráceného U, které jsou čistější, tedy nešumové. Od 8. týdne má toto volání spíše podobu vrčení, které jde do ztracena a v 10. a 11. týdnu je jeho výskyt v datech minimální. V první polovině týdnů je tak typičtější žadonění složené z tonálnějších podkategorií, ty ve druhé polovině týdnů ustupují a nastupuje žadonění šumové (Tabulka 4; Graf 3 a 4).

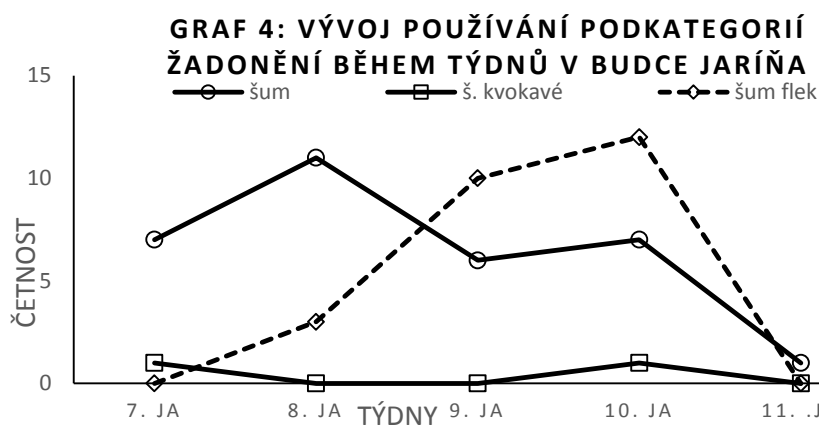
Tabulka 4: procentuální frekventovanost podkategorií v kategorii žadonění v systematickém vzorku podle týdne a budky

týden	1.	2.	3.	4.	5.	6. ^a	7.	8.	9.	10.	11.
Klesající Kaima	5	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0
Klesající Jarina							0	0	0	0	0 ^a
Stoupající Kaima	0	11	37	0	0	0	0	0	0	0	0
Stoupající Jarina							0	0	0	0	0 ^a
Vlnky Kaima	0	56	38	36	0	0	29	0	0	0	0
Vlnky Jarina							0	0	0	0	0 ^a
Hybrid Kaima	0	0	19	57	29	0	0	0	0	0	0
Hybrid Jarina							0	0	0	0	0 ^a
M Kaima	90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M Jarina							0	0	0	0	0 ^a
Obrácené U Kaima	5	33	0	7	0	0	0	0	0	0	0
Obrácené U Jarina							0	0	0	0	0 ^a
Šum Kaima	0	0	0	0	29	45	71	0	82	0	0
Šum Jarina							88	79	37	35	0 ^a
Š. klesající Kaima	0	0	0	0	43	0	0	33	0	0	0
Š. klesající Jarina							0	0	0	0	0 ^a
Š. kvokavé Kaima	0	0	0	0	0	55	0	33	0	0	0
Š. kvokavé Jarina							12	0	0	5	0 ^a
Š. vlnky Kaima	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	0
Š. vlnky Jarina							0	0	0	0	0 ^a
Š. flek Kaima	0	0	0	0	0	0	0	0	18	100	0
Š. flek Jarina							0	21	63	60	0 ^a

Poznámka: Čísla vyjadřují procentuální zastoupení jednotlivé podkategorie v kategorii pípání v jednotlivých týdnech. ^a ...v daném týdnu je k dispozici menší množství dat. ↓... odstranění samců z budky



Poznámka: V 6. týdnu je k dispozici menší množství dat. V 9. týdnu došlo k odstranění samečů z budky.



Poznámka: V 11. týdnu je k dispozici menší množství dat.

5.1.2 Pípání

Pípání je typem volání, které se v našich datech také objevuje již v prvních dnech. V prvních týdnech tak byly označeny všechny zvuky, které neodpovídaly žadonění. Jde spíše o tišší, jednorázové zvuky (o samotné elementy), které mají na spektrogramu podobu obráceného U, tedy mají jeden frekvenční vrchol nebo se zobrazují bodově či jako linie. Objevuje se však i pípání ve formě vlnky, které může mít více než jeden frekvenční vrchol. Zvuky nebývají delší než 500 ms, čímž se většinou odlišují, jak od trylků, tak od žadonění. Od vrzů se odlišují absencí šumu. V prvních týdnech se jedná o čisté pípání, později ho spíše ubývá a v čistější podobě se v repertoáru se znovu stabilně objevuje v 9. - 10. týdnu. Pípaivé zvuky mají tedy jeden či více frekvenčních vrcholů, napříč týdny se v nich vyskytuje minimum šumu, a proto je to kategorie, která by mohla být označena za tonální.

Pípání lze dle spektrogramů napříč týdny rozlišit na 7 podkategorií: *rovné*, *vlnky*, *obrácené U*, *stoupající*, *klesající*, *fleky* a *vertikální*. Pípání označená jako *rovné* (Obr. 2a) se na spektrogramu zobrazují jako horizontální linie (jedna či více). Do této kategorie byly zařazovány i zvuky, které jsou lehce vlnité, nebo mají mírnou stoupající či klesající tendenci. *Vlnky* jsou zvuky s modulovanou frekvencí, frekvence u nich střídavě klesá a stoupá a na spektrogramu se tak jasně ukazují jako zvlnění (Obr. 2b). *Obráčené U* jsou jednodušší vlnky, které mají tvar podkovy nebo oblouku (Obr. 2c). *Stoupající* zvuky ve frekvenci zleva doprava stoupají (Obr. 2d), *klesající* zvuky v tomto ohledu naopak klesají (Obr. 2e). *Fleky* jsou zvuky, které se zobrazují bodově (Obr. 2f). *Vertikální* zvuky mají stoupající či klesající tendenci (nebo obojí), ale jsou tak strmé, že se na spektrogramu jeví jako vertikální linie (Obr. 2g). Jedná se o tonální zvuk, ve kterém se v čase velmi strmě zvyšuje frekvence.

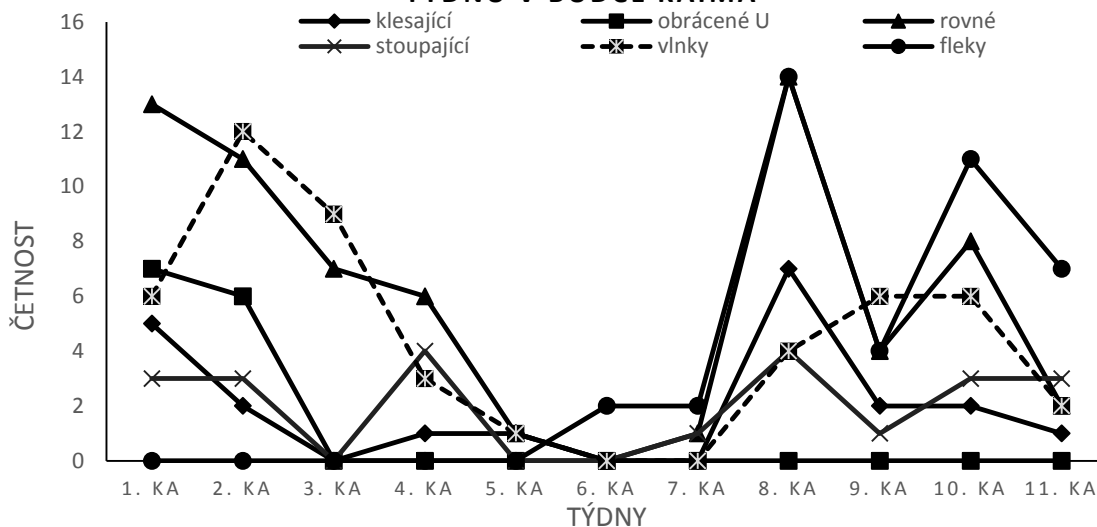
V prvních týdnech je typické pípání *klesající*, *stoupající*, *do obráceného U*, *rovné* a *vlnky*. Pípání *do obráceného U* se po třetím týdnu vytrácí. Podle systematického vzorku se od šestého týdne objevuje pípání v podobě *fleků*, v nesystematickém vzorku se však první *fleková* pípání objevují už v týdnu čtvrtém. *Fleky* následně v pípání v podstatě dominují až do jedenáctého týdne. V posledním pozorovaném týdnu se v nesystematickém vzorku vzácně objevuje pípání s *vertikální* podobou, které již zní hvízdavě. V systematickém vzorku se neobjevilo (Tabulka 5, Graf 5, 6).

Tabulka 5: procentuální frekventovanost podkategorií v kategorii pípání v systematickém vzorku podle týdne a budky

týden	1.	2.	3.	4.	5.	6. ^a	7.	8.	9.	10.	11.
Klesající Kaima	15	6	0	7	33	0	0	17	12	7	7
Klesající Jarina							0	9	8	50	20 ^a
Obráčené U Kaima	21	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Obráčené U Jarina							0	0	0	0	0 ^a
Rovné Kaima	38	32	44	43	33	0	25	33	24	27	13
Rovné Jarina							0	55	25	10	10 ^a
Stoupající Kaima	9	9	0	29	0	0	25	9	6	10	20
Stoupající Jarina							20	18	13	7	0 ^a
Vlnky Kaima	18	35	56	21	33	0	0	9	35	20	13
Vlnky Jarina							60	18	18	7	25 ^a
Fleky Kaima	0	0	0	0	0	100	50	33	24	37	47
Fleky Jarina							20	0	38	27	35 ^a

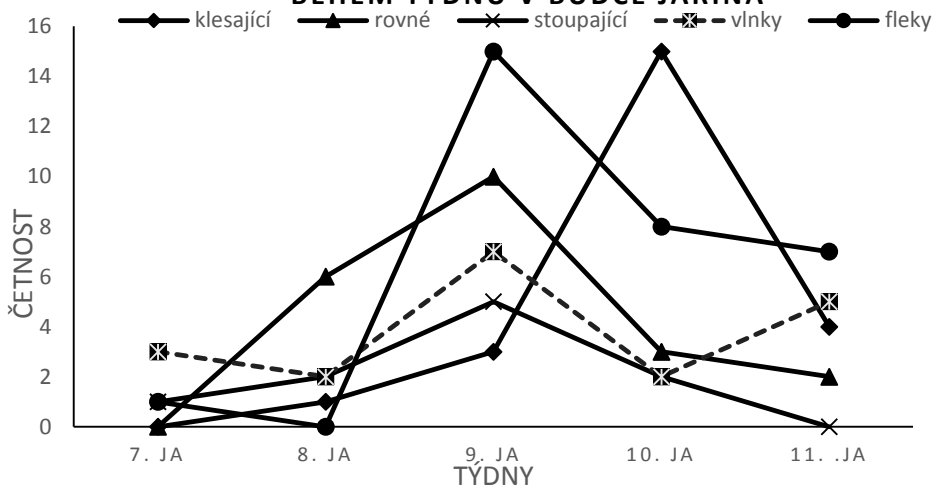
Poznámka: Čísla vyjadřují procentuální zastoupení jednotlivé podkategorie v kategorii pípání v jednotlivých týdnech. ^a ...v daném týdnu je k dispozici menší množství dat. ↓... odstranění samců z budky

GRAF 5: VÝVOJ POUŽÍVÁNÍ PODKATEGORIÍ PÍPÁNÍ BĚHEM TÝDNŮ V BUDCE KAIMA



Poznámka: V 6. týdnu je k dispozici menší množství dat. V 9. týdnu došlo k odstranění samců z budky.

GRAF 6: VÝVOJ POUŽÍVÁNÍ PODKATEGORIÍ PÍPÁNÍ BĚHEM TÝDNŮ V BUDCE JARÍŇA



Poznámka: V 11. týdnu je k dispozici menší množství dat.

5.1.3 Trylky

Kategorie trylků je velmi podobná kategorii pípání. V prvních týdnech je těžké označit vůbec některá volání za trylky, protože mají podobu prodlouženého pípání. Od pípání se odlišují délkou, bývají delší než 500 ms a jsou to spíše sekvence nespojitých zvuků. Jsou tvořeny více elementy, daly by se tak označit i za slabiky. Zobrazují se na spektrogramu jako M, vlnky nebo jsou klesající, podobně jako pípání V 6. týdnu jsou spíše vrzavé a

hybridní povahu si zachovávají až do 10. týdne. Od tohoto týdne jsou tonálnější a srovnatelné s dospělou vokalizací, kdy lze některé označit i jako hvízdání. Nemají však již jasnou podobu jedné vlnky, jde spíše o sérii linií nebo „flek“. Tyto pozdější vokalizace jsou hlasitější než pípání a trylky z prvních týdnů, které jsou podobně tonální.

Kategorie trylků sestává z 6 podkategorií: *M*, *vlnky*, *fleky*, *klesající*, *stoupající* a *vertikální*. Vzhledem k tomu, že trylky pokládáme za komplexnější pípání, sdílejí trylky s pípáním podobnou kategorizaci. *M* trylky se objevují pouze v prvním týdnu. Jedná se o zvuk, který má dva frekvenční vrcholy a zároveň počátek i konec zvuku má frekvenci nižší a zvuk tak na spektrogramu připomíná písmeno „M“ (Obr. 3a). *Vlnky* jsou přítomné po všechny týdny (kromě 6., kde byl nedostatek dat). Vlnky u trylků jsou podobné vlnkám v pípání, ale často se jedná o sérii vlnek (Obr. 3b). *Fleky* začínají dominovat od 7. týdne. Fleky vznikají smíšením několika linií a vlnek různých frekvencí a frekvenčních modulací. Dalším faktorem ovlivňujícím tvoření fleků je příchod vrzání, trylky se v tuto dobu stávají vrzavějšími, zapojuje se šum a zvuky vizuálně ztrácí kvalitu čistých linií (Obr. 3c). *Klesající* (Obr. 3d), *stoupající* (Obr. 3e) a *vertikální* (Obr. 3f) podkategorie mají podobné charakteristiky jako stejnojmenné podkategoriemi u pípání, avšak trylky bývají tvořeny i několika zvuky v sekvenci a poslechově jsou komplexnější a vrzavější.

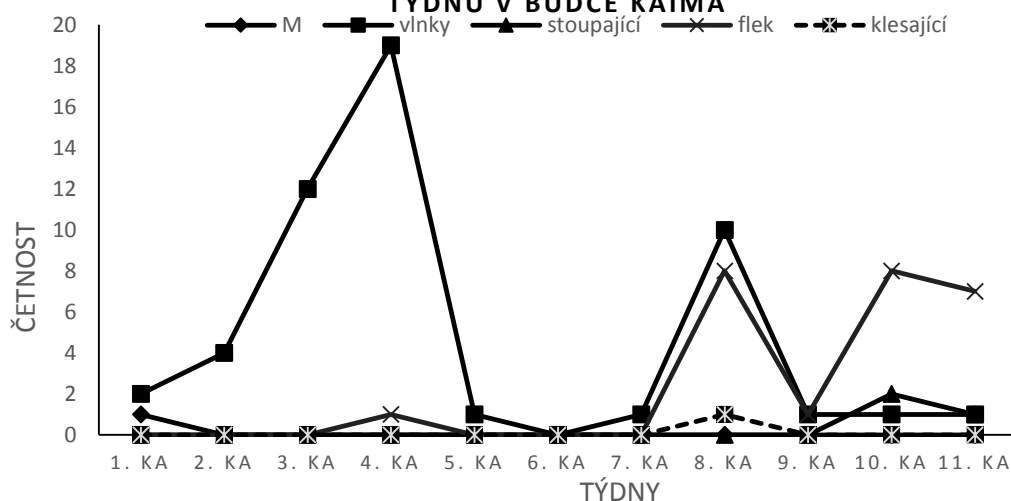
Od prvního do pátého týdne jsou dominantní vlnkové trylky. Od sedmého jsou to především smíšené *flekové* trylky doplněné ostatními typy. *Stoupající*, *klesající* i *flekové* trylky se objevují spíše ve druhé polovině týdnů. Přičemž *klesající* byly v systematickém vzorku zaznamenány více v budce Jariña, v budce Kaima byly zaznamenány minimálně. *Vertikální* trylky jsou, podobně jako u pípání, v repertoáru zaznamenatelné až v posledním týdnu a jsou produkovány také vzácně, proto byly zaznamenány pouze v nesystematickém vzorku (Tabulka 6, Graf 7, 8).

Tabulka 6: procentuální frekventovanost podkategorií v kategorii trylků v systematickém vzorku podle týdne a budky

týden	1.	2.	3.	4.	5.	6. ^a	7.	8.	9.	10.	11.
M Kaima	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M Jarina							0	0	0	0	0 ^a
Vlnky Kaima	67	100	100	95	100	0	25	53	50	9	11
Vlnky Jarina							0	33	36	47	0 ^a
Stoupající Kaima	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	11
Stoupající Jarina							0	0	9	12	0 ^a
Flek Kaima	0	0	0	5	0	0	0	42	50	73	78
Flek Jarina							100	33	55	18	100 ^a
Klesající Kaima	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
Klesající Jarina							0	33	0	24	0 ^a

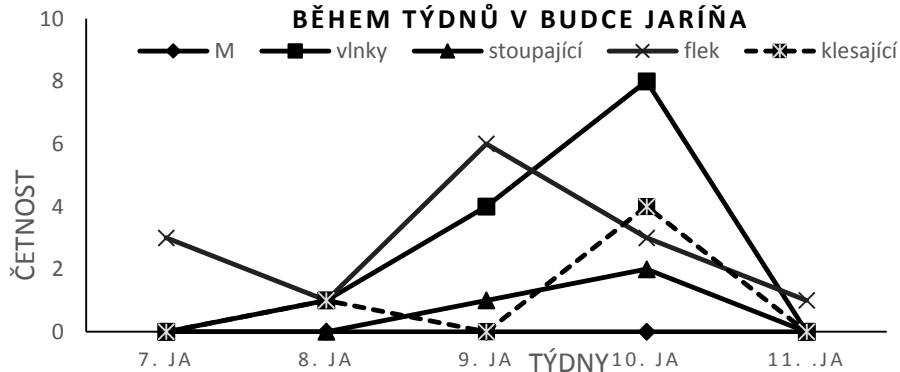
Poznámka: Čísla vyjadřují procentuální zastoupení jednotlivé podkategorie v kategorii pípání v jednotlivých týdnech. ^a ...v daném týdnu je k dispozici menší množství dat. ↓... odstranění samců z budky

GRAF 7: VÝVOJ POUŽÍVÁNÍ PODKATEGORIÍ TRYLKŮ BĚHEM TÝDNŮ V BUDCE KAIMA



Poznámka: V 6. týdnu je k dispozici menší množství dat. V 9. týdnu došlo k odstranění samců z budky.

GRAF 8: VÝVOJ POUŽÍVÁNÍ PODKATEGORIÍ TRYLKŮ BĚHEM TÝDNŮ V BUDCE JARÍŇA



Poznámka: V 11. týdnu je k dispozici menší množství dat.

5.1.4 Šumové zvuky – vrzy

Vrzy jsou v repertoáru poprvé jasněji rozeznatelné ve 2. týdnu a zůstávají v něm až do posledního týdne, kdy už jsou více melodické. V určité podobě se objevují již v 1. týdnu, ale jedná se spíše o lehká zavrčení. Jejich základní charakteristikou je, že jsou spíše šumové, tedy nemají jasně daný frekvenční vrchol. Zvuk se na spektrogramu zobrazuje ve všech zobrazovaných frekvencích nebo v jejich větší části. Postrádá tak melodickou konturu. U vrzů se v analýze příliš nerozlišovalo, jestli mají klesající či stoupající tendenci a v tomto směru jsme rozlišovaly pouze horizontální rozložení akustické energie na frekvenčním spektru, vertikální rozložení akustické energie a modulované horizontální rozložení akustické energie. Vrzy jsou přibližně od 5. týdne ve vokalizaci mláďat dominantní, a to jak samostatně, tak v sekvencích. Od 2. týdne jsou vrzavé zvuky také součástí sekvencí žadonění, nejprve jen některých a v posledních týdnech už typicky.

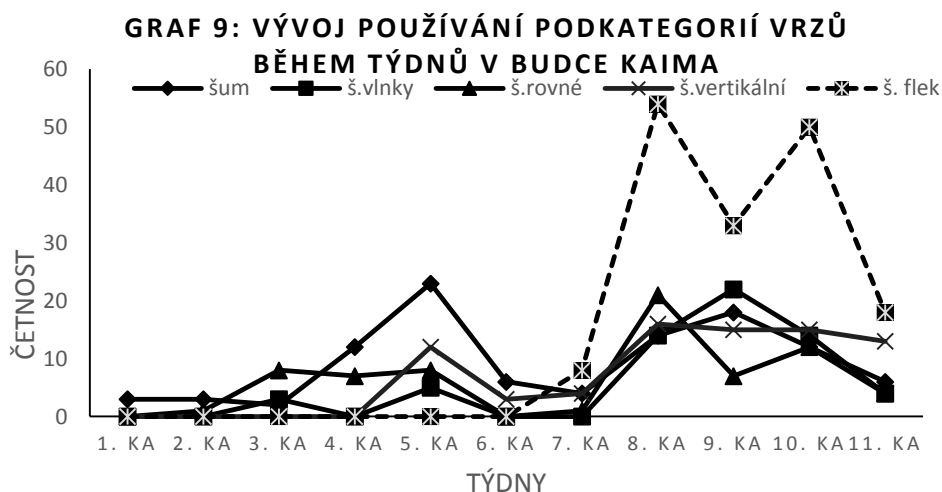
Pod vrzy jsme rozlišily 5 podkategorií: *šum*, *šum-vlnky*, *šum-rovné*, *šum-flek*, *šum-vertikální*. Šum je základní vlastností této skupiny zvuků, proto jsou šumové vokalizace po většinu týdnů nejčastěji používanou podkategorií v této kategorii. „Šumové“ znamená, že na spektrogramu zobrazuje akustická energie, který pokrývá většinu frekvencí (Obr. 4a). *Šum-vlnky* jsou vrzavé vokalizace, které kromě šumu mají zároveň podobu vlnky, a jde tedy o modulované horizontální rozložení akustické energie (Obr. 4b). *Šum-rovné* se na frekvenčním spektru vyznačují horizontálním rozložením akustické energie (Obr. 4c) a *šum-vertikální* vertikálním rozložením energie (Obr. 4e). *Šum-fleky* sice nejsou tonální zvuky, ale mají nahromaděnou vysokou akustickou energii v relativně vymezeném frekvenčním spektru (Obr. 4d).

Podle systematického vzorku se v prvním týdnu jasně vrzavé vokalizace objevují zřídka. Ve druhém týdnu už se objevují takové zvuky, které již mají jasnější šumové kvality. Až do sedmého týdne převažuje samotná *šumová* podkategorie, která je v repertoáru přítomná po celé zkoumané období, i když v druhé polovině týdnů není tak frekventovaná jako v první polovině. Od sedmého týdne do konce dat jsou u obou budek nejpoužívanějším typem *šumové fleky* a hojně používanou kategorií jsou také *šum vertikální*. Obě tyto kategorie se objevují především až v druhé polovině týdnů (Tabulka 7, Graf 9, 10).

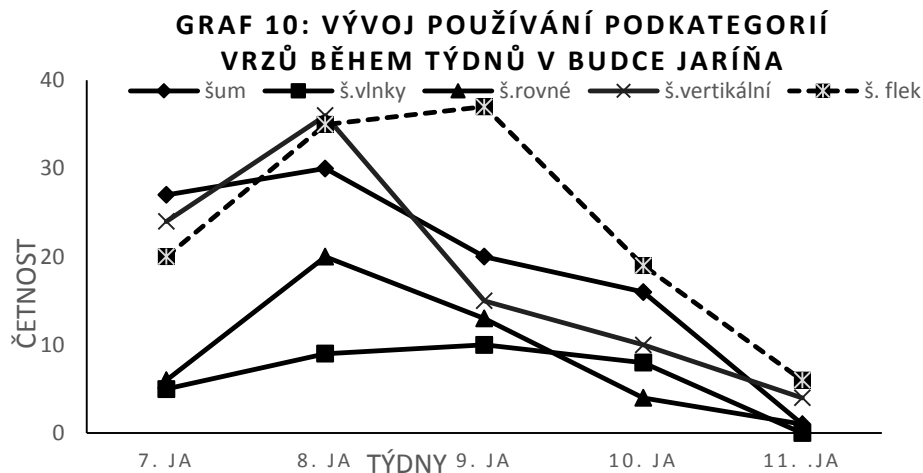
Tabulka 7: procentuální frekventovanost podkategorií v kategorii vrzů v systematickém vzorku podle týdne a budky

týden	1.	2.	3.	4.	5.	6. ^a	7.	8.	<u>9.</u>	10.	11.
Šum Kaima	100	75	15	63	48	67	24	12	19	12	13
Šum Jarina							33	24	21	28	9 ^a
Š. vlnky Kaima	0	0	23	0	11	0	0	12	23	14	9
Š. vlnky Jarina							6	7	11	14	0 ^a
Š. rovné Kaima	0	25	62	37	17	0	6	18	8	12	9
Š. rovné Jarina							7	15	14	7	8 ^a
Š. vertikální Kaima	0	0	0	0	25	33	24	13	16	15	29
Š. vertikální Jarina							29	28	16	18	33 ^a
Š. flek Kaima	0	0	0	0	0	0	47	45	35	49	40
Š. flek Jarina							24	27	39	33	50 ^a

Poznámka: Čísla vyjadřují procentuální zastoupení jednotlivé podkategorie v kategorii pípání v jednotlivých týdnech. ^a ...v daném týdnu je k dispozici menší množství dat. ↓... odstranění samců z budky.



Poznámka: V 6. týdnu je k dispozici menší množství dat. V 9. týdnu došlo k odstranění samců z budky.



Poznámka: V 11. týdnu je k dispozici menší množství dat.

5.1.5 Hybridní zvuky

Hybridy jsou přechodnou kategorií mezi trylky a vrzy. Tyto zvuky mají akusticky i na spektrogramu znaky trylků i vrzů. Je to způsobeno hlavně tvořením hybridních sekvencí, kombinujících různé typy zvuků. Přibližně od druhého až třetího týdne papoušci rozšiřují svůj repertoár o vrzavé zvuky a naopak v posledních týdnech lze zaznamenat přechod od vrzů spíše k trylkům. V těchto přechodových obdobích jsou zvuky nutně hybridní.

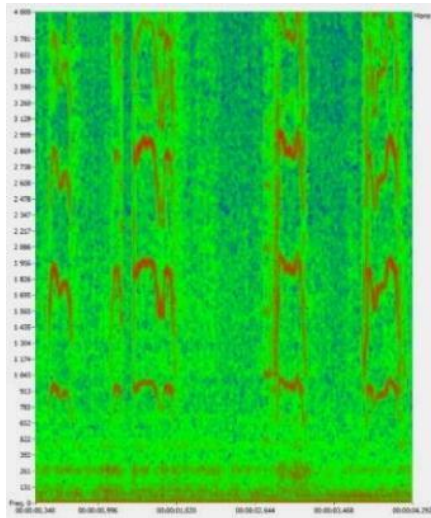
Pokud bychom posuzovaly jako hybridní všechny zvuky, které mají zároveň znaky šumových i trylkových či pípavých vokalizací, pak by byly v období od 4. do 10. týdne hybridní všechny trylkové i vrzavé zvuky s výjimkou čistě šumové podkategorie u vrzů. Proto jako hybridní označujeme především sekvence zvuků, ve kterých papoušci plynule přechází z šumovějších do melodičtějších zvuků (a vice versa) a které není možné rozdělit.

Hybridní zvuky nemají rozlišené podkategorie. Může jít o přechod z šumového zvuku do jakékoli nešumové vokalizace, tedy do horizontálních modulovaných (vlnek), horizontálních, klesajících, stoupajících i vertikálních linií. Nejobvykleji se jednalo o přechod mezi šumovým zvukem a horizontálními modulovanými liniemi neboli vlnkami (Obr. 13 a, b, c).

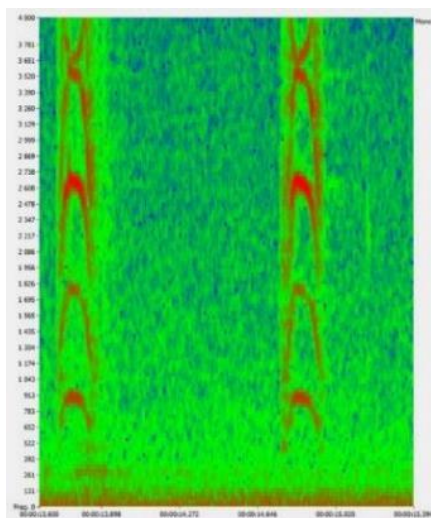
Ukázky spektrogramů jednotlivých kategorií a podkategorií

Žadonění

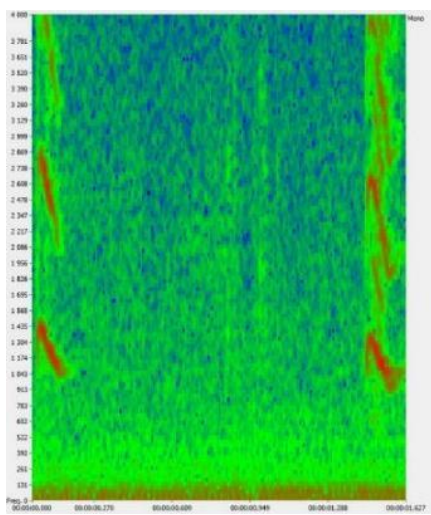
Obr. 1a *M*



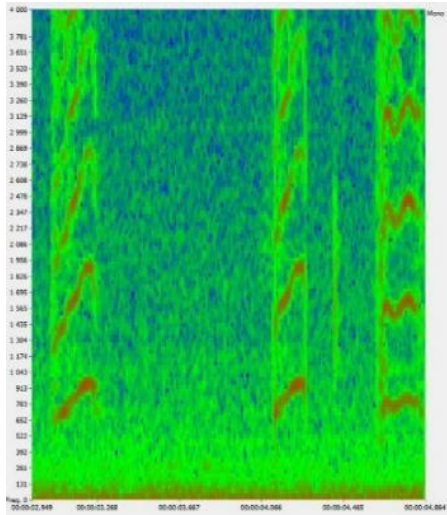
Obr. 1b. *obrácené U*



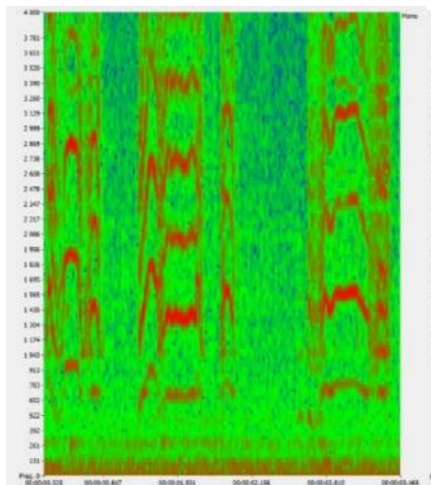
Obr. 1c *klesající*



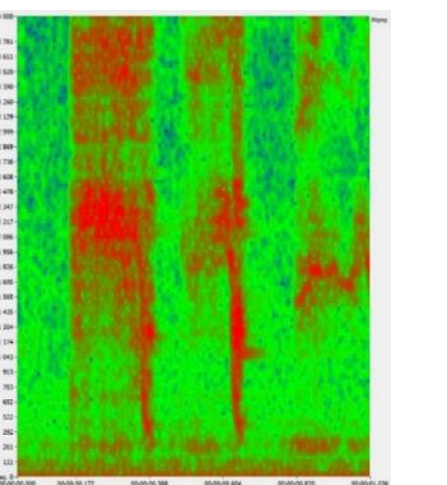
Obr. 1d *stoupající*



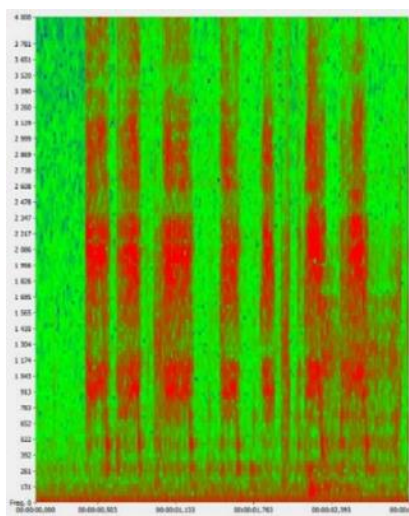
Obr. 1e *vlnky*



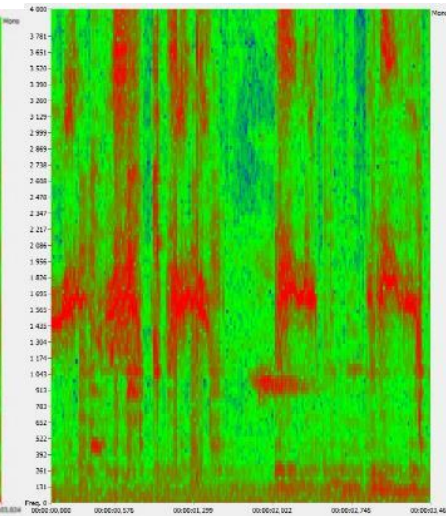
Obr. 1f *hybridní;*



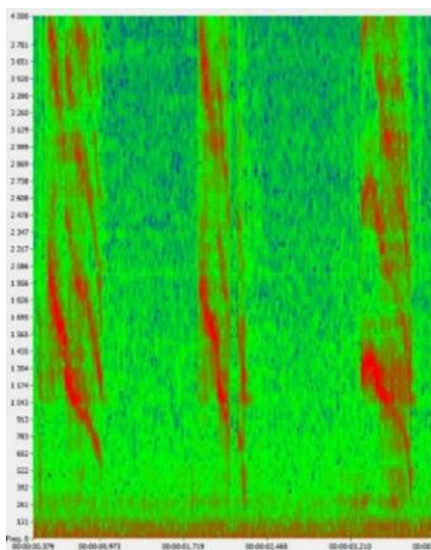
Obr. 1g *šum*



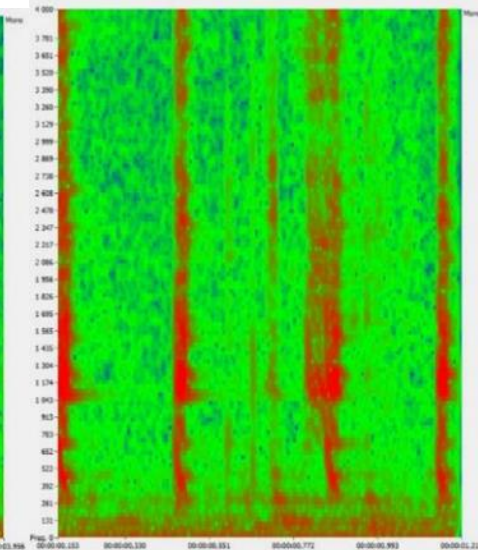
Obr. 1h *šum-vlnky*



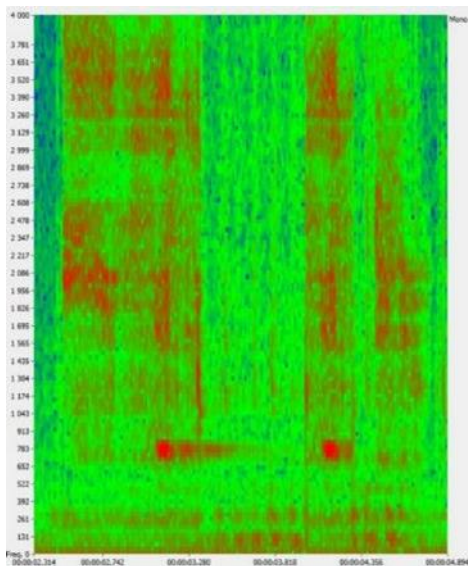
Obr. 1i *šum-klesající*



Obr. 1j *šum-kvokavé*

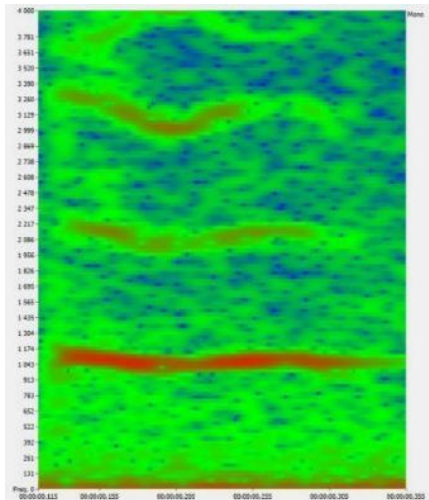


Obr. 1k *šum-flek*

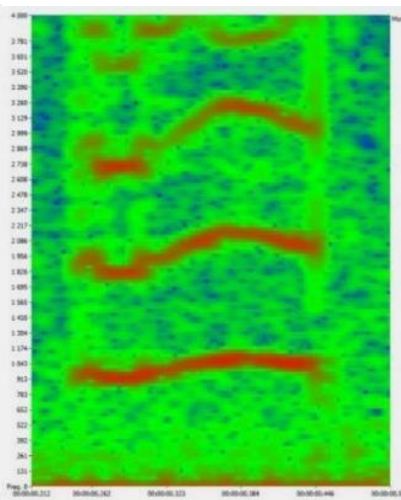


Pípání

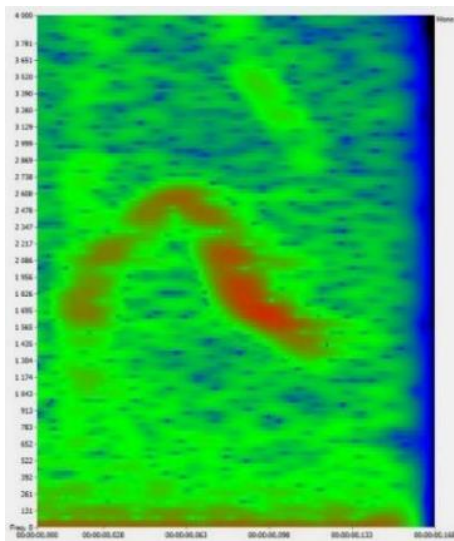
Obr. 2a *rovné*



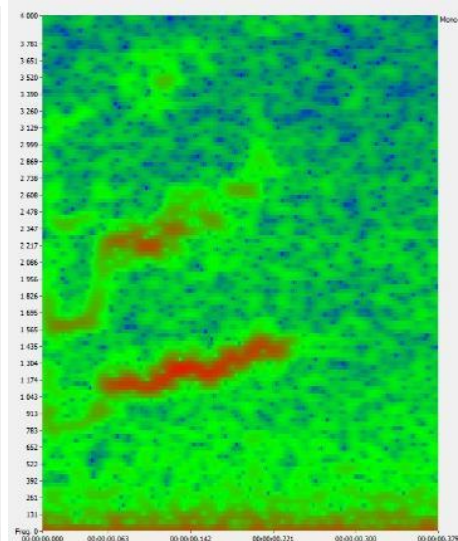
Obr. 2b *vlnky*



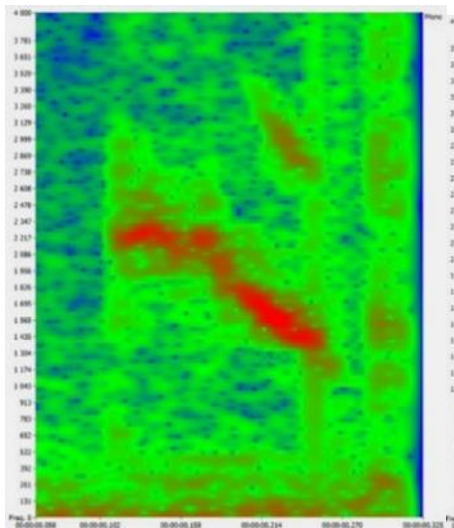
Obr. 2c *obráčené U*



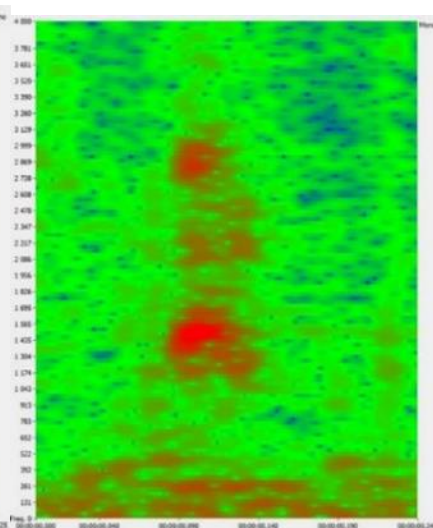
Obr. 2d *stoupající*



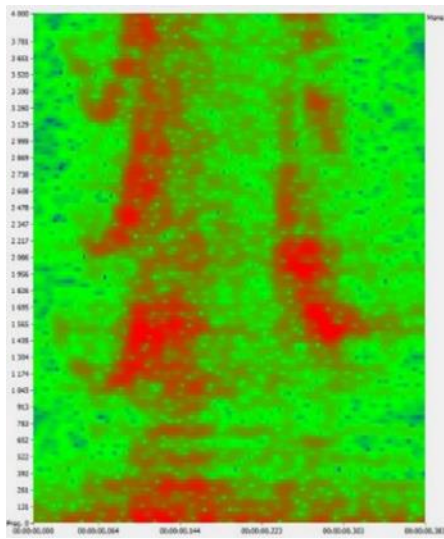
Obr. 2e. *klesající*



Obr. 2f *flek*

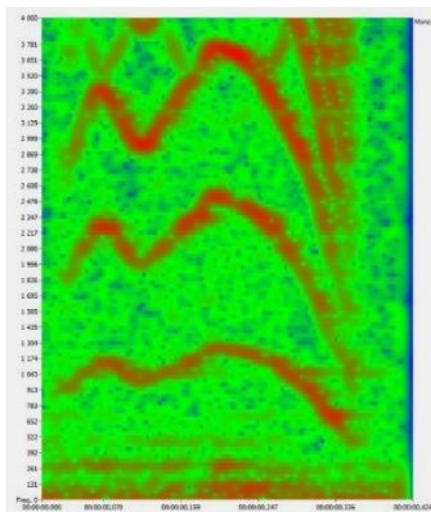


Obr. 2g vertikální

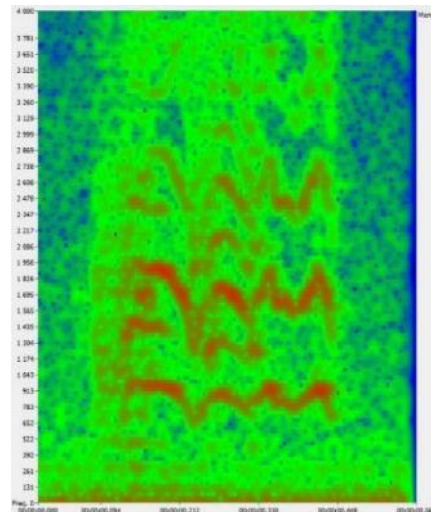


Trylky

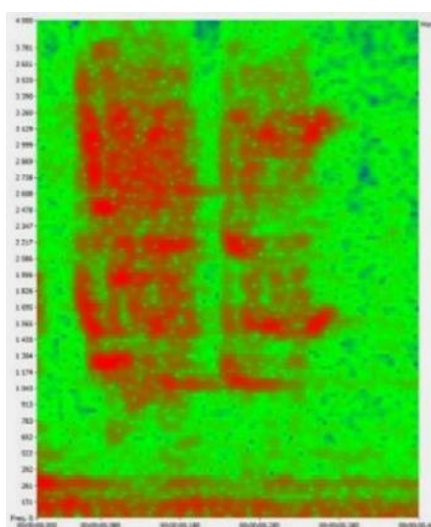
Obr. 3a *M*;



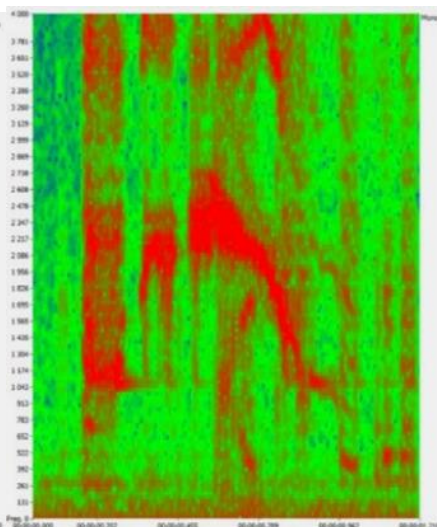
Obr. 3b *vlnky*



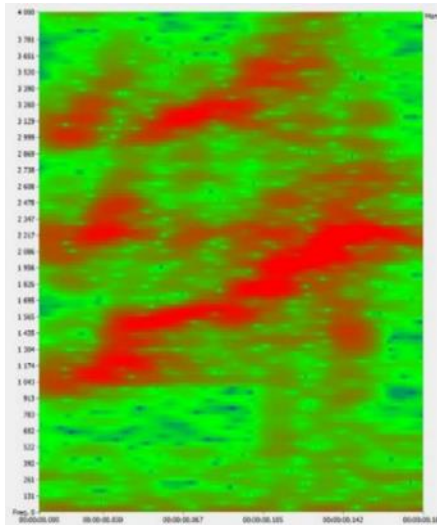
Obr. 3c *flek*



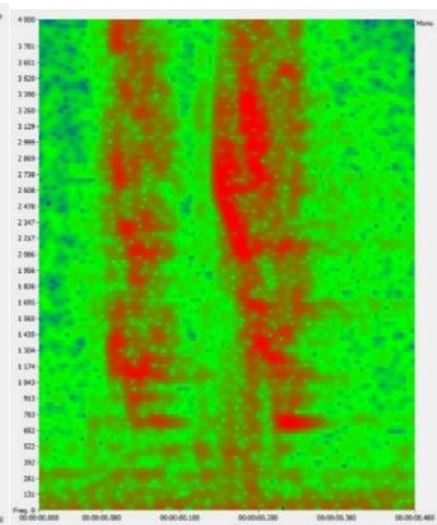
Obr. 3d *klesající*



Obr. 3e stoupající

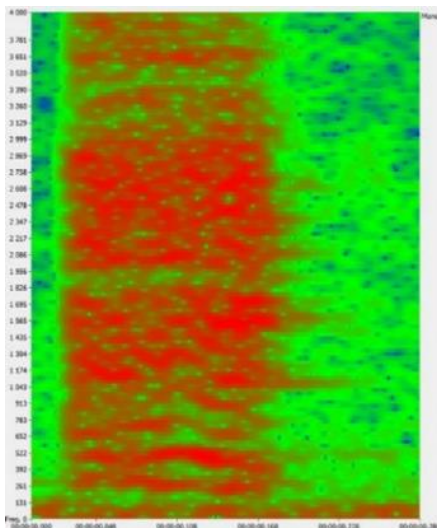


Obr. 3f. vertikální

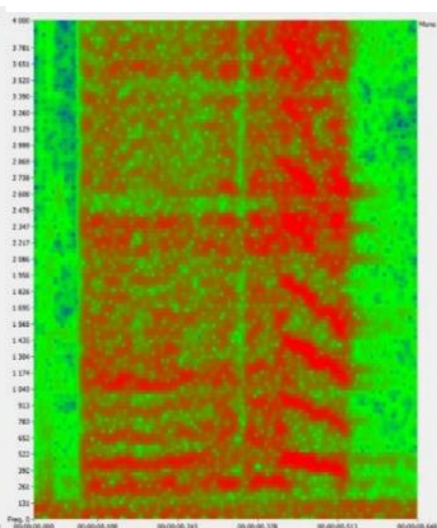


Przy

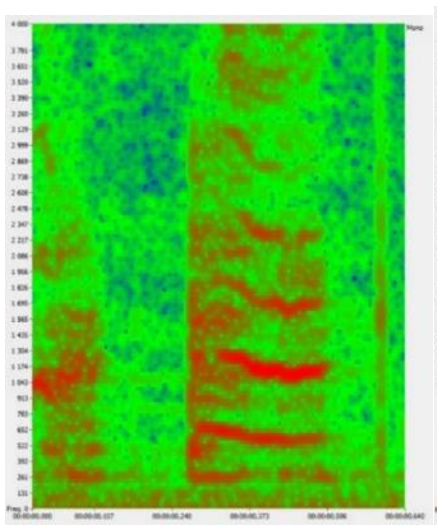
Obr. 4a šum



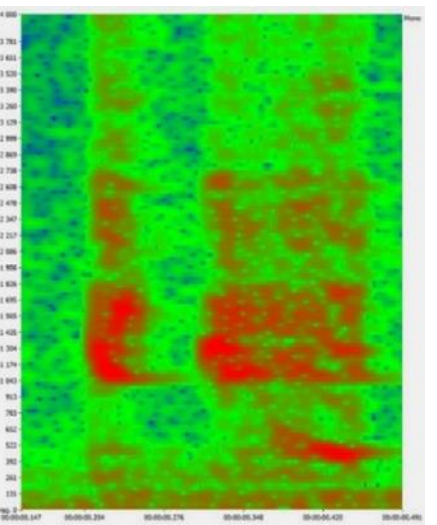
Obr. 4b šum-vlnky



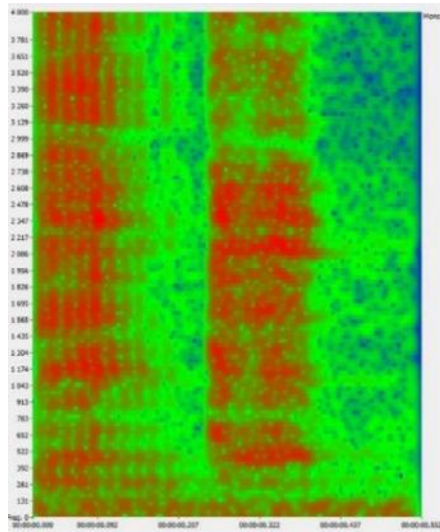
Obr. 4c šum-rovné



Obr. 4d šum-flek

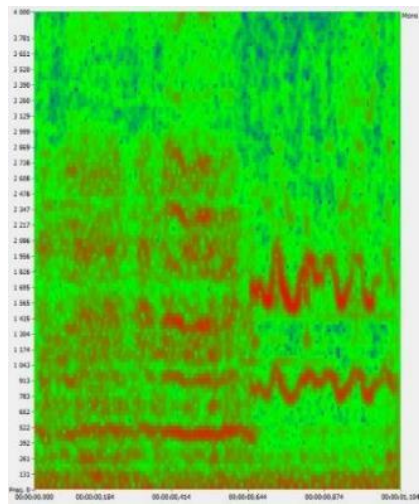


Obr. 4e *šum-vertikální*

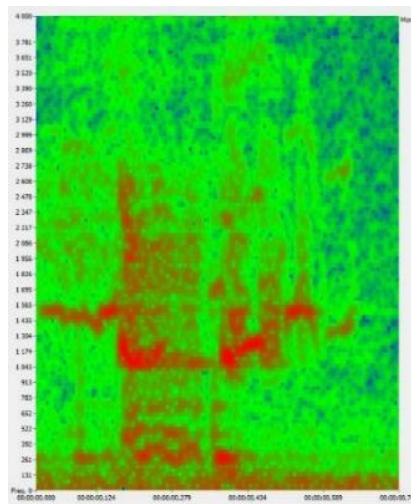


Hybridy

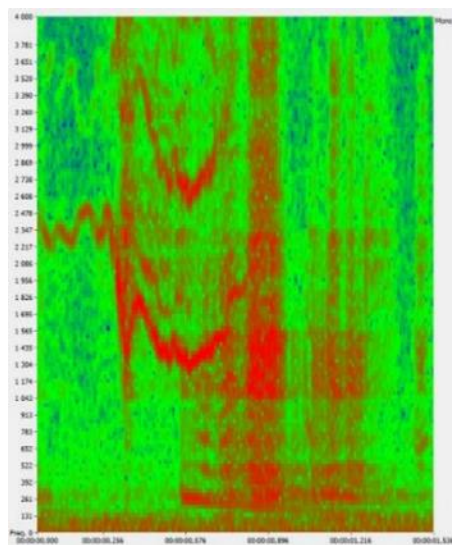
Obr. 5a



Obr. 5b



Obr. 5c



5.1.6 Spolehlivost kategorizace zvuků

Abychom ověřily spolehlivost základní kategorizace, vybraný náhodný vzorek rozřazovala další nezávislá hodnotitelka (2. hodnotitel), která má zkušenost s klasifikací vokalizací dospělých papoušků šedých. Tato hodnotitelka byla seznámena s parametry základních kategorií a měla rozřadit náhodný testovací vzorek rozdělený podle týdnů do příslušných kategorií. Náhodný testovací vzorek byl vytvářen tak, aby v každém týdnu bylo od každé kategorie, pokud to bylo možné, deset zvuků, přičemž se jednalo už o sestříhané zvuky. Hodnotitelka neměla k dispozici video. Hodnotitelka rozřazovala zvuky v šesti týdnech. Konkrétně v 1. – 4. týdnu a v 6. týdnu z budky Kaima a v 7. týdnu z budky Jaríňa (Tabulky 8a – 8f). Shoda byla ověřována pomocí matic a Cohenovy Kappy. Shoda na úrovni pravděpodobnosti je v případě našich pěti kategorií na úrovni 0,2.

Tabulky 8a – 8f: Matice shody rozřazování testovacího náhodného vzorku

1. hodnotitel – autorka práce; 2. hodnotitel – nezávislá hodnotitelka

8a

1. týden budka Kaimah					
2. hodnotitel	hybrid	píp	trylek	vrz	žadonění
1. hodnotitel					
hybrid	0	0	0	0	0
píp	1	5	0	4	0
trylek	3	4	2	1	0
vrz	0	1	1	3	0
žadonění	0	1	0	0	9

8b

2. týden budka Kaimah					
2. hodnotitel	hybrid	píp	trylek	vrz	žadonění
1. hodnotitel					
hybrid	0	0	0	0	0
píp	2	2	1	1	4
trylek	1	1	4	0	4
vrz	0	0	2	6	2
žadonění	0	1	0	0	9

8c

3. týden budka Kaimah					
2. hodnotitel	hybrid	píp	trylek	vrz	žadonění
1. hodnotitel					
hybrid	0	1	1	5	2
píp	1	7	0	1	1
trylek	2	4	2	1	1
vrz	0	3	0	7	0
žadonění	0	0	0	0	10

8d

4. týden budka Kaimah					
2. hodnotitel	hybrid	píp	trylek	vrz	žadonění
1. hodnotitel					
hybrid	0	0	0	2	2
píp	0	7	1	2	0
trylek	0	3	6	0	1
vrz	2	0	0	6	2
žadonění	0	0	0	1	9

8e

6. týden budka Kaimah					
2. hodnotitel	hybrid	píp	trylek	vrz	žadonění
1. hodnotitel					
hybrid	0	0	0	0	0
píp	0	0	0	2	0
trylek	0	0	0	0	0
vrz	0	0	0	7	2
žadonění	0	0	0	0	10

8f

7. týden budka Jaríňa					
2. hodnotitel	hybrid	píp	trylek	vrz	žadonění
1. hodnotitel					
hybrid	1	1	0	2	1
píp	0	5	0	0	0
trylek	0	4	1	3	0
vrz	0	0	1	9	0
žadonění	0	0	0	4	5

Nejmenší podíl shody je u hybridů, které hodnotitelka rozřazovala různě (Tabulky 8a – 8f), a shoda je zde pod úrovní pravděpodobnosti ($Kappa = -0.002$; $SE\ kapp = 0.065$; 95% konfidenční interval: od -0.129 do 0.124). U trylků, existuje ucházející shoda ($Kappa = 0.341$; $SE\ kapp = 0.078$; 95% konfidenční interval: od 0.188 do 0.493). Hodnotitelka je nejčastěji zaměňovala s pípáním a vrzy (Tabulky 8a – 8f). U kategorie pípání je shoda přiměřená ($Kappa = 0.409$; $SE\ kapp = 0.073$; 95% konfidenční interval: od 0.267 do 0.552). Neshoda v této kategorii je způsobena tím, že některé zvuky hodnotitelka zařazovala do vrzů (Tabulky 8a – 8f). U kategorie vrzů je shoda přiměřená ($Kappa = 0.494$; $SE\ kapp = 0.065$; 95% konfidenční interval: od 0.368 do 0.621) Hodnotitelkou byly zvuky z této kategorie také často zařazovány do trylků a do hybridů (Tabulky 8a – 8f). Kategorií s největší shodou je žadonění, kde je dobrá shoda ($Kappa = 0.693$; $SE\ kapp = 0.052$; 95% konfidenční interval: od 0.590 to 0.795), a to i přesto, že hodnotitelka neměla k dispozici video na kontrolu žadonící situace. Žadonění nejčastěji zaměňovala s trylky a pípáním (Tabulky 8a – 8f).

6. Kvalitativní pozorování repertoáru papoušků šedých a jeho interpretace

6.1 Celkový vývoj repertoáru v čase

Pro první týden je charakteristické pravidelné, jemnější žadonění trvajícím okolo 3-5 minut a objevující se i několikrát v každé hodině. Zbytek repertoáru z většiny tvoří pípání. Vrzavé zvuky jsou pouze jemné, spíše hybridní a podobnější pípání. Od druhého týdne se objevují nepravidelné sekvence žadonění. Od pípání se již dají odlišit trylky a objevují se první vrzavé zvuky, které jsou však ještě poměrně jemné a více připomínají trylky. Počínaje čtvrtým týdnem začínají být trylky vrzavější, pípání je jemné a těžko rozlišitelné od trylků. Od tohoto týdne začínají pomalu převažovat vrzy. Žadonění se stále objevuje v pravidelných sekvencích vlnkových zvuků do obráceného U a M, ale i v nepravidelných sekvencích šumových zvuků. Od čtvrtého týdne začínají převažovat hybridní formy mezi trylkami a vrzy. Devátý až desátý týden je přelomový, papoušci přechází z vrzavého repertoáru do více trylkového. Zde jsme také zaznamenaly odlišnosti ve vývoji vokalizace obou samic, které podrobněji popíšeme níže. V desátém týdnu už mají obě samičky v repertoáru čistější trylky a hybridní vrzavé zvuky se již podobají více trylkám. Žadonění je tišší, vrčící a zdá se, že v repertoáru ustupuje do pozadí. Například se během dne se objevuje jen v pěti hodinách, oproti dřívějšímu výskytu každou hodinu. Nakonec se v repertoáru objevuje i hvízdavá vokalizace, která, společně s čistými trylkami a vrzy, začíná připomínat vokalizaci dospělých.

Na počátku je vokalizace spíše pípavá, uprostřed sledovaného úseku šumová/vrzavá a v posledních dvou až třech týdnech je opět spíše pípavá a trylková, ale je intenzivnější a repertoár je bohatší, než byl v prvních týdnech.

6.1.1 Milníky vývoje vokalizace

Výše popsaný vývoj lze rozdělit do několika fází. První fáze (1. týden) se vyznačuje pravidelným žadoněním a pípáním. Ve druhé fázi (2. - 3. týden) se kromě pravidelného žadonění objevuje i nepravidelné. Repertoár se rozšiřuje především o šumové neboli vrzavé zvuky. Jako třetí fázi lze označit období od 4. týdne (do 6. týdne), kdy začíná v repertoáru převažovat právě vrzavá vokalizace. V tuto dobu také lze častěji zaznamenat takzvané *brumlání*, které je poté přítomné ve všech zbývajících týdnech a kterému se budu věnovat

v pozdější části práce. Čtvrtou fází (7. - 9. týden) lze považovat za přechodovou fází, protože jsou pro ni typické hybridnější formy mezi trylky a šumovými zvuky. V poslední, páté fázi (10. - 11. týden), má již vokalizace blízko k dospělému repertoáru. Trylky již nejsou hybridní, šumové zvuky se přibližují trylkům, objevují se hvízdavé vokalizace a žadonění ustupuje.

6.1.2 Porovnání individuální vokalizace papoušků

Nahrávání sice byli čtyři papoušci, ale samce nebylo možné rozlišit ani mezi sebou ani od samičky, a proto zde nejsou zohledňováni. Přestože u samičky Jaríni byla data z budky získávána až od sedmého týdne věku a počátek vývoje tak nelze porovnat, je možné zde alespoň naznačit, jaké jsou podobnosti a rozdíly mezi jednotlivými samičkami v pozdějších týdnech.

Sedmý a osmý týden je u obou samiček prakticky stejný. Znatelnější rozdíl přichází v devátém týdnu. Samička Kaima stále produkuje více vrzavé trylky a hybridní vokalizace. Žadonění je stále poměrně hlasité, rozlišitelné a také pravidelné. Naproti tomu samička Jaríňa už v tomto týdnu produkuje pípání a trylky, které jsou čistější (méně vrzavé) a vrzy, které více připomínají trylky. Žadonění je stále v opakujících se sekvencích, ale je tišší, vrčivé a začíná se vytrácet. V desátém týdnu se Kaima vyrovnává Jaríně a její trylky, vrzy i žadonění získávají stejné charakteristiky, které byly patrné u Jaríni již v předchozím týdnu. V jedenáctém týdnu se u obou samic zároveň smazává rozdíl mezi pípáním a trylkováním, vrzy čím dál více připomínají trylky a žadonění se objevuje málo, je tiché a těžko zaznamatelné. A to i přesto, že v systematickém vzorku se u Jaríni v desátém týdnu objevilo žadonění poměrně často. Toto pozdní žadonění je ale mnohem kratší a je častěji přerušované, než žadonění definované na počátku repertoáru, a proto se při kvantifikaci může zdát, že je ho více.

6.2 Kontexty užití vokalizace

U dospělých papoušků šedých bylo popsáno několik situačních kontextů vokalizace, konkrétně tiché kontaktní volání, hlasité kontaktní volání, předletové volání, agonistické protestní volání, nouzové volání, poplašné volání a dožadující se volání (Giret et al., 2012; May, 2004). U mláďat jsme neočekávaly velké množství vokalizačních kontextů. První důvod k tomuto předpokladu byl ten, že se mláďata pohybovala ve velmi omezeném

prostoru, kde nemohlo nastat mnoho odlišných situací. Druhým důvodem našeho předpokladu byly poznatky z literatury. Ze studií vyplývá, že by se kontextuální vokalizace měla mláďata učit až v rámci socializace (Brittan-Powell et al., 1997; Giret, 2012; May, 2004 s. 31; Wanker et al., 2005), na což bylo ve zkoumaném úseku moc brzy a mláďata nebyla socializovaná v širší skupině. Analýza dat náš předpoklad potvrdila. V omezeném prostoru budek se objevují tyto základní situace: žadonění, očista a brumlání (s rodičem i bez něj). Dále se vyskytují minoritní situace, které se buď objevují až v pozdějších týdnech nebo nejsou příliš doprovázeny vokalizací, jsou to: volání na rodiče, létání, hrabání a lidská interakce.

Primárním kontextem je *žadonění*, které již bylo zmíněno výše. Jedná se o sekvence opakujících se zvuků, které jsou následovány krmením, opečováváním a v prvních týdnech i zahříváním. Tato situace je přítomná ve všech zkoumaných týdnech. V prvním týdnu je tato vokalizace univerzálně používána i ve chvíli, kdy do sebe mláďata postrkovala nebo do nich strkal rodič. Dále o sobě dávala ptáčata takto vědět i ve chvíli, kdy byl rodič pryč, nebo bylo mládě nezakryté při zahřívání. Pokud byla mláďata sama v budce a žadonila, následoval příchod rodiče a obvykle krmení, v pozdějších týdnech se vyskytovalo i žadonění bez následného krmení. Od devátého týdne mláďata žadonila i „vně“ budky (napůl stále seděla uvnitř), tedy aktivně docházela za rodiči a v desátém až jedenáctém týdnu bylo žadonění spíše zbytkové.

Brittain-Powell et al. (1997) u andulek rozlišili žadonění na pasivní, kdy ještě mládě není ani schopné zvednout hlavu a aktivní, kdy se mládě aktivně dožaduje krmení. Za intenzivnější přitom považují žadonění v pozdější, aktivní fázi. Podobné rozdělení je, podle našich pozorování, možné aplikovat i na papoušky šedé. První týden po vylíhnutí mláďata nebyla schopná zvednout hlavu a rodič musel mláďatům potravu aktivněji podávat. Později už se mláďata pro potravu aktivně natahovala i rodiče lehce oklovovala. Především od devátého týdne byla již natolik aktivní, že si pro krmení za rodičem chodila „ven“ z budky. Ve smyslu fyzické aktivity se tak pozdější žadonění jeví jako intenzivnější i u papoušků šedých. Avšak ve smyslu vokální aktivity se to tak, na základě našich dat, nejeví. Čerstvě vyklubaná mláďata nemají sice tak silný hlas, ale jejich žadonění zní stejně naléhavě jako v pozdějším věku. Naopak v 10. a 11. týdnu naléhavosti ubývá také z důvodu strukturální změny žadonění.

Co se týče dalších teorií funkce žadonění, konkrétně teorií kompetice, vyjednávání a spolupráce, naše poznatky se shodují s pozorováním u ostatních papoušků (Krebs, 2002). Ačkoli naše primární pozornost nebyla zaměřena na chování papoušků při žadonění, na nahrávkách bylo patrné, že mezi sourozenci neprobíhala jasná kompetice, ptáčata do sebe jen trochu postrkovala. Rodič potravu rozděloval mezi všechna tři ptáčata. Mláďata obvykle začala žadonit dříve, než se objevil na záběru rodič, což bylo jednak pozorováno i u volně žijících papoušků šedých (Amuno et al., 2010), jednak by to mohlo poukazovat na určité kooperační chování, které naznačili Wilson a Clark (2002). O tom, že se nejednalo o intenzivní kompetici, svědčí i skutečnost, že Jaríňa, která byla sama, žadonila s podobnou intenzitou jako sourozenci ve druhé budce.

Další z primárních situací, která se objevovala od prvního do posledního týdne zkoumaného období, je *očista*. V této situaci byl s mládětem nebo mláďaty v budce rodič a probíral jim peří, je to tedy další kontaktní situace. S touto situací nebyla spojena žádná typická vokalizace, mládě vokalizace spíše různé kombinovalo. Rodič zpočátku mládě čistil velmi často (například i jednou do hodiny), až v konečných týdnech se mládě čistilo i samo. V některých momentech se mládě odtahovalo, uhýbalo a jeho vokalizace byly hlasité, což by se dalo interpretovat jako mláděcí protest a nesouhlas s tím, že by se mělo nechat v dané chvíli čistit. Probírání peří může mít jak hygienickou, tak sociální funkci. Vzhledem k tomu, jak často k této interakci docházelo, přikláníme se k tomu, že může mít z větší části sociální funkci. Kromě toho, že při ní docházelo přímému fyzickému kontaktu, byla také doprovodným kontextem ke spontánní vokalizaci mláděte. Probírání peří prováděl jeden nebo oba rodiče, a pak také mládě samo. Nebylo zaznamenáno, že by si mláďata čistila peří mezi sebou. Analýza nahrávek však byla primárně zaměřená na vokalizaci a tichá místa nebyla na videu sledována. Je tedy možné, že si mláďata mezi sebou peří čistila, ale nevokalizovala.

Poslední majoritní situace nazvaná *brumlání* se vztahuje spíše k samotné vokalizaci. Jedná se o sekvence vokalizací, které trvají různou dobu, ale například i 30 minut. Objevovala se, když byla mláďata s rodičem (nebo s oběma) i bez něj. Často ji doprovázela očista, ale vyskytovala se i bez ní, kdy rodič jen seděl s mládětem v budce a nic nedělal. V budce se třemi mláďaty mohlo takto docházet i ke komunikaci mezi sourozenci, ale není zcela možné to ověřit, protože ptáčatům nebylo tak zřetelně vidět na zobák, aby se dalo přesně říci, jestli jedna sekvence nepocházela od více ptáčat. Vzhledem k tomu, že k brumlání docházelo i v druhé budce, kde bylo jen jedno mládě a v první budce i po tom,

co byla dvě mláďata odebrána, přikláníme se k interpretaci, že se jedná o sekvenci zvuků bez jasné komunikační funkce. Tuto situaci lze přirovnat ke žvatlání nebo k *vokální hře*, kterou Pepperberg pozorovala u Alexe (Pepperberg, 1999; 2010). Když opomeneme možnou sourozeneckou interakci, sociální verzi této vokální hry by byla situace, kdy byl s mládětem v budce rodič. Rodič na vokalizaci mláděte neodpovídal a mládě tak sice vokalizovalo, ale tato vokalizace zřejmě neměla komunikační funkci. Pokud bylo mládě v budce samo, často produkovalo tyto vokalizace bez jakékoli odezvy zvenčí, na kterou by mohlo reagovat. Tuto situaci proto interpretujeme jako monologovou část vokální hry. Ojediněle se také objevoval zvuk, který byl pracovním nazván „smrkání“. Není příliš jasné, jestli má tato zvláštní vokalizace nějakou funkci, ale mohla by vznikat při prozkoumávání možností vokálního traktu.

Kromě těchto převažujících vokalizačních kontextů se objevily ještě minoritní situace. *Volání na rodiče* mělo obvykle podobu žadonění, ale také se objevovalo v podobě pípání. Po těchto vokalizacích následně někdo z rodičů přišel do budky. Někdy přinášel krmení, někdy přišel mládě čistit anebo se jen podíval, co se děje a poté buď odešel, nebo zůstal, aniž by interagoval s mládětem. Další minoritní situací je *létání*. První pokusy o létání se objevovaly kolem 7. týdne. Obvykle nebylo doprovázeno vokalizací, ale v některých chvílích následovala velice hlasitá vrzavá vokalizace spojená s máváním křídel, kdy mládě vypadalo frustrovaně. Také se objevovalo *hrabání*, které však nedoprovázela žádná vokalizace. Posledním minoritním kontextem je *interakce s lidmi*. Konkrétně šlo o přímou interakci v budkách, vnější zvuky (například při úklidu), nebo o konverzaci mezi lidmi. V těchto situacích byla mláďata obvykle ticho, jen jednou či dvakrát vyprodukovala vrzavou vokalizaci, kterou lze interpretovat jako *vyhrožující* či *obranou*, protože tuto vokalizaci produkovali i dospělí, když do budky sahalí lidé. Občas mláďata vokalizovala i ve spánku, kdy bylo možné zaslechnout jemné vrčivé zvuky nebo vrzání zobákem.

Pokud mláďata vokalizovala, prakticky se během dne střídaly jen dvě situace: *žadonění* a *brumlání*. Situace často plynule přecházely jedna ve druhou, například pokud skončilo krmení a s ním žadonění, ptáče začalo produkovat různé sekvence zvuků. Jestliže rodič zůstal, obvykle začal ptáčeti probírat peří a s tím začala i mláděcí vokalizace. Pokud rodič odešel, mládě nezačalo vždy vokalizovat, ale mohlo zůstat nehybné, začalo hrabat nebo usnulo. Střídání situací se však objevovalo až od čtvrtého týdne. V prvních týdnech mládě pouze žadonilo nebo o něj pečoval rodič. Naopak v posledních týdnech mládě spíše

kombinovalo vokalizace a především se často dívalo ven z budky a v této pozici vokalizovalo.

6.3. Rozložení vokalizace během dne

V prvních týdnech, především v prvním a druhém, mlád'ata vokalizovala po celý den rovnoměrně. První vokalizace bylo možné zaslechnout už několik minut po půlnoci a poslední i půl hodinu před půlnocí. Vokalizace jsme zaznamenaly každou hodinu a jednalo se především o žadonění. Dále se objevovalo pípání při čištění. Od třetího týdne mlád'ata už více používala i jiné vokalizace než žadonění, jako je brumláni při očištění, skřeky, když se snažila přitisknout k rodiči i vrzání, když byla mlád'ata v budce sama. Žadonění však stále převažovalo a objevovalo se i v nočních a brzkých ranních hodinách. Mlád'ata vydávala jemné a vrzavé zvuky dokonce i během spánku. Ve čtvrtém týdnu se vyrovnala frekvence užívání žadonění a jiné vokalizace. Mlád'ata stále hojně žadonila i v brzkých ranních hodinách (od půlnoci do sedmi). Noční aktivitu pak dospávala mezi desátou a dvanáctou hodinou dopoledne. V sedmém týdnu mlád'ata začínala vokalizovat až od čtyř hodin ráno a přestávala vokalizovat kolem sedmé až osmé hodiny večerní. V osmém týdnu se ozývala první mláděcí vokalizace přibližně kolem půl šesté ráno, mezi osmou a devátou ranní pospávala a umlkla také kolem sedmé až osmé hodiny večer. V devátém týdnu již převažovala jiná vokalizace než žadonění. Samotné žadonění se objevovalo především v ranních hodinách, kolem poledne a k večeru před spaním. V desátém až jedenáctém týdnu mlád'ata vokalizovala od šesté ráno do sedmé večerní. Většinou času již mlád'ata vokalizovala venku, to znamená, že byla sice stále v budce, ale hlavu měla vystrčenou ven. Takto si také docházela pro krmení a možná i z tohoto důvodu bylo žadonění už téměř nepostřehnutelné. Pro všechny týdny zároveň platí, že pokud byla venku bouřka, nebo lidé dělali hluk, papoušci nevokalizovali.

7. Komparace vývoje rané vokalizace dětí a papoušků šedých

7.1 Srovnání stádiových modelů vývoje vokalizace u dítěte a mlád'at papouška šedého

Pro ranou dětskou vokalizaci se inspirujeme převážně modelem od Halla et al (1997), s přihlédnutím k ostatním modelům, protože zohledňuje i nejranější dětské vokalizace, včetně pláče. Formou stádiového vokálního vývoje u papoušků šedých, jsou vývojové milníky popsány v této práci výše. Oba modely rozlišují pět stádií nebo fází vývoje vokálního repertoáru. Stádia u dětí jsou časově vymezována v měsících, papoušci šedí dospívají rychleji, a proto jsou jejich stádia časově uváděna v týdnech. Dále nejprve uvádím základní charakteristiky a fáze obou srovnávaných modelů a poté přichází samotná komparace.

Prvním dětskou vokalizací je vrozený, nevyzrálý pláč sloužící především k upoutání pozornosti pečovatele. Ten se zpočátku vyznačuje jednoduchými melodickými vzory. Mimo něj děti v prvních měsících života produkují ještě vegetativní zvuky jako je kýčání, říhání a podobně. To je také, podle studie Halla et al. (1997), prvním stádiem vokalizace dětí v prvních měsících života (0-1 měsíc). Postupem času (ve věku 1-2 měsíců) pláč nabývá na melodické komplexitě, repertoár se rozšiřuje o další vrozené citové vokalizace, konkrétně o smích a broukání, a děti začínají artikulovat. Tak autoři různých studií definují druhé stádium vývoje (Hall et al., 1997; Oller et al., 1999; Stark, 1980). Ve věku 3-6 měsíců nastává třetí stádium, které je charakteristické nezralým žvatláním. To se, dle studií, vyznačuje tím, že řetězce slabik mají malou spojitost s obecně užívanými slovy. Dále děti zkoumají výšku, možnosti dýchání a amplitudu pomocí zvuků jako je křik a celkově přes vokální hru zkoumají možnosti vokálního traktu (Hall et al., 1997; Oller et al., 1999; Stark 1980). Poté přichází vyzrálé nebo také kanonické žvatlání, kdy řetězce slabik (opakujících se i neopakujících se) už svou frekvencí připomínají dospělý projev. Toto čtvrté stádium by se, dle literatury, mělo objevovat mezi 7. až 10. měsícem věku (Hall et al., 1997; Oller et al., 1999; Stark, 1980). V završujícím pátém stádiu (11 – 12 měsíců) přichází první slova, kdy je podle Halla et al. (1997) završen přechod od vrozených vokalizací k sociálně naučeným vokalizacím a jejich užití.

Mláďata papoušků šedých, dle našich pozorování, od prvních dní produkují pravidelná žadonění, což je úzkostná vokalizace, která je následována pečujícím chováním rodiče. Kromě pravidelných sekvencí žadonění mláďata v prvních týdnech (1. týden) produkují ještě jednoduché pípavé zvuky a drobná vrčení. V dalších týdnech (2. – 3. týden) se začíná měnit charakter žadonění, kromě pravidelných sekvencí je možné zaznamenat i nepravidelné. Také se objevuje vrzavá vokalizace. Přibližně uprostřed sledovaného vývojového úseku (4. – 6. týden) nastává třetí fáze vývoje, kdy v repertoáru postupně převažuje vrzavá neboli šumová vokalizace. V tomto období to také, dle našich dat, vypadá, že ptáčata začínají procvičovat své vokální možnosti. V předposlední čtvrté fázi (7. – 9. týden) je patrný trend posouvání šumových zvuků více směrem k trylkům. Pátá fáze přichází na konci sledovaného úseku (10. – 11. týden), kdy vokalizace zřejmě dozrává do dospělé podoby. Šumové zvuky se nadále přibližují trylkům, samotné trylky připomínají dospělé vokalizace a raná úzkostná vokalizace (žadonění) ustupuje do pozadí.

7.1.1 Paralely v raném vokálním vývoji dětí a papoušků šedých

Na počátku vokálního vývoje, soudě podle uvedených modelů, jak děti, tak papoušci produkují úzkostné vokalizace, které mají přitáhnout pozornost pečovatele. Dětský pláč má jednoduché melodické vzory a mláděcí žadonění je pravidelné. Pravidelnost žadonění by mohla nasvědčovat tomu, že mláďata ještě nejsou schopná měnit parametry volání a jednalo by se tak o nevyzrálé žadonění, podobně jako je tomu v první fázi u dětského pláče. V počátcích vokalizace děti produkují také vegetativní zvuky. U mláďat papoušků nelze přesně určit, zda by bylo možné některé z dalších zvuků, které v této době vydávají, označit za vegetativní. Drobné vrčivé zvuky však pravděpodobně vznikají kontaktem obou částí zobáku a mohly by je tak trochu připomínat. Počátek vokálního vývoje se tak u obou srovnávaných skupin vyznačuje především nevyzrálou úzkostnou vokalizací

Ve druhé fázi úzkostná vokalizace dětí nabývá na melodické komplexitě a repertoár se rozšiřuje o další vrozené vokalizace. U papoušků šedých dochází také ke změně, objevují se i nepravidelné sekvence žadonění, lze tedy soudit, že mláďata postupně získávají schopnost manipulovat s parametry svých vokalizací. Dále se jejich repertoár rozšiřuje o více vrzavou vokalizaci, u které předpokládáme, že je vrozená, protože by se ji mláďata neměla od koho naučit. Ptáčata sice byla v kontaktu se svými rodiči, ale vokalizace dospělých jedinců, která je slyšet na nahrávkách, se vyznačuje spíše hvízdáním a trylky,

nikoli vrzavou vokalizací. U dětí i mlád'at tak dochází jednak k posunu k větší komplexitě úzkostně vokalizace, jednak k rozšíření repertoáru o další vrozené vokalizace.

Ve třetí fázi u dětí již nastupuje jednoduché žvatlání a kromě toho také děti prozkoumávají možnosti svého těla, a tudíž i vokálního ústrojí. Papoušci stále více využívají vrzavou vokalizaci, což v jejich případě vypadá jako krok nazpět, za předpokladu, že repertoár dospělých je více čistý a hvízdavý. Může se však jednat o nutnou přechodovou fázi, bez které by nebyl možný další postup ve vývoji. Podobné kroky nazpět byly totiž zaznamenány i ve vokálním vývoji dětí (Hsu et al., 2000). V této době papoušci začínají hojně brumlat, z čehož usuzujeme, že procvičují své možnosti a schopnosti. Ačkoliv u papoušků nemůžeme potvrdit jev, který by přímo připomínal žvatlání, šumové vokalizace i jednoduché žvatlání jsou ranou přechodovou fází k dospělému repertoáru. Navíc se zdá, že jak děti, tak papoušci v této době více zkoumají rozsah svých možností v oblasti vokální produkce.

V předposlední fázi děti již žvatlají na takové úrovni, že používané slabiky připomínají dospělý projev. Papoušci v této době stále majoritně používají vrzavé zvuky, které se ale na poslech už podobají více trylkové vokalizaci. Může se tak jednat o další posun v přechodové fázi k dospělému repertoáru. Tato fáze by se u obou srovnávaných skupin dala označit za pozdní přechodovou fázi, která je přivádí na práh prvních dospělých vokalizací.

V poslední fázi děti přechází od vyvrátělého žvatlání k prvním slovům, tedy k prvním sociálně naučeným vokalizacím (Hall et al., 1997; Stark, 1980). Mlád'ata papoušků šedých na konci sledovaného úseku produkují trylkové vokalizace, které jsou na poslech již těžko rozlišitelné od dospělých vokalizací. V jejich repertoáru i nadále zůstává šumová vokalizace i vrozené žadonění. To už ale tolik nepoužívají a také je již těžko slyšitelné. Nelze přímo posoudit, nakolik je doladění repertoáru u papoušků šedých v posledních sledovaných týdnech ovlivněno sociálním učením, ale vzhledem k tomu, že mlád'ata už od devátého týdne nezůstávala jen v budce, ale částečně z ní vylézala, měla možnost více se setkávat nejen s rodiči, ale i poslouchat ostatní dospělé jedince. Je tak možné, že v posledních sledovaných týdnech nastupuje větší vliv sociálního učení. Přestože to není u mlád'at papoušků šedých zcela zřejmé, poslední fáze se u nich i u dětí vyznačuje spíše sociálně naučenými vokalizacemi, ačkoliv primární vrozené vokalizace v jejich repertoáru zůstávají i nadále.

Tabulka 9: Vývoj rané vokalizace dětí a mlád'at papoušků šedých

	Fáze
Děti	<ol style="list-style-type: none"> 1. jednoduchý pláč a vegetativní zvuky (0-1 měsíc) 2. vyzrálý pláč, rozšíření repertoáru (1-2 měsíce) 3. nezralé žvatlání a vokální hra (3-6 měsíců) 4. vyzrálé žvatlání (7-10 měsíců) 5. první sociálně naučené vokalizace - slova (11-12 měsíců)
Mlád'ata papoušků šedých	<ol style="list-style-type: none"> 1. pravidelné žadonění, možné vegetativní zvuky (1. týden) 2. nepravidelné žadonění, rozšíření repertoáru (2. - 3. týden) 3. první přechodové vokalizace, brumlání (4. - 6. týden) 4. komplexnější přechodové vokalizace (7. - 9. týden) 5. vokalizace podobná dospělé (10. - 11. týden)

7.1.2 Vokální hra a brumlání

Další paralelou mezi dětmi a mlád'aty papoušků šedých by mohla být vokální hra, která se u dětí objevuje přibližně mezi třetím a šestým měsícem věku a která by se měla vyznačovat monologem, jenž má mít soukromou a sociální složkou. Samotný monolog by měl sloužit k podpoře sociálního učení (Pepperberg, 1999 s. 211; Pepperberg, 2010; Kuczaj, 1983). V teoretické části bylo zmíněno, že určitá podoba vokální hry byla již papouškům v minulosti přisouzena, ale jednalo se o případ papouška Alexe, který vynikal ve schopnostech učit se anglickým hláskám (Pepperberg, 2010). Používání vokální hry v jeho případě bylo zkoumáno na vokalizaci, která je na pomezí lidského jazyka a přirozené vokalizace papoušků šedých, přičemž důraz byl kladen především na anglické hlásky, tedy spíše na jazykovou část. Pepperberg však předeslala, že podobný jev by měl být přítomný i v přirozeném repertoáru nejen papoušků, ale i dalších učících se druhů (Pepperberg, 1999 s. 212). V našich datech se objevil kontext, který označujeme jako *brumlání*. Dle naší interpretace vokalizování v této situaci připomíná soukromou část monologu vokální hry. Objevuje se ve chvíli, kdy je mládě v budce samo, není slyšet žádná vokalizace zvenčí a mládě přesto vokalizuje. Sociální část monologu lze přisoudit momentu, kdy je s mládětem

uvnitř rodič, mládě vokalizuje, ale rodič neodpovídá. To se nám jeví tak, že mládě je sice svým způsobem v interakci s dalším jedincem, ale druhý nereaguje, a proto vokalizace mláděte v tu chvíli zřejmě nemá komunikační funkci. Dále se objevovaly zvuky, které připomínaly procvičování možností vokálního ústrojí, jako například různé povrzávání zobákem nebo zvuk připomínající smrkání.

Stačí však tyto poznatky na potvrzení jevu podobného vokální hře u přirozeného repertoáru papoušků šedých? Procvičování vokálního ústrojí se zdá být pravděpodobné, u monologu je posouzení těžké. Jeho úkolem by mělo být zjednodušení sociálního učení. Brumlání se u našich zkoumaných subjektů začalo objevovat již ve třetím týdnu a setrvalo až do konce zkoumaného období (11. týden). Větší vliv sociálního učení odhadujeme až na pozdější dobu (počátek mezi 7. - 9. týdnem), je proto možné, že brumlání nepoužívají přímo pro sociální učení, ale pouze pro vlastní procvičování repertoáru. Dalším faktorem, který vstupuje do komparace brumlání a monologu je, že myšlenka zjednodušení sociálního učení u dětí stojí na tom, že se dítě v tu chvíli nemusí soustředit na sémantiku a gramatiku a věnuje se pouze zvukové stránce (Pepperberg, 1999 s. 211; Pepperberg, 2010; Kuczaj, 1983). U papoušků nejsme schopni posoudit, zda mají jejich vokalizace něco, co lze připodobnit k sémantice či gramatice, ale v našich datech se brumlání jeví jako neuspořádané sekvence zvuků bez jasného vzorce. Jinak řečeno se taková vokalizace jeví jako nahodilá kombinace různých zvuků z různých kategorií. To by mohlo být interpretováno jako používání zvuků nehledě na jejich funkci. V tom případě by bylo možné takovouto zvukovou produkci připodobnit k dětským vokalizacím, které nezohledňují gramatiku a sémantiku.

Pokud přisoudíme brumlání funkci, jakou má u dětí sociální a soukromý monolog, můžeme přesto říct, že jeho soukromá část podporuje další učení vokalizace? Z období mezi 3. - 6. týdnem jsme měly k dispozici data pouze z budky se třemi ptáčky a v tomto případě není možné potvrdit, že jednu sekvenci brumlání produkuje jen jedno mládě. Avšak v dalších týdnech, jsme již měly možnost porovnání obou budek a Jariña vykazuje rychlejší postup v učení se dospělejšími vokalizacím než Kaima, která byla až do poloviny 9. týdne v budce s dvěma bratry. Ta teoreticky měla menší možnost k soukromému procvičování, než Jariña, která byla v budce převážně sama. Větší možnost soukromého procvičování by tak mohla mít nějaký vliv na pokroky ve vývoji vokálního repertoáru i u papoušků. Na druhou stranu existuje i možnost, že Jariña měla již od počátku lepší kognitivní schopnosti a skutečnost, že mohla více soukromě procvičovat, nebyla v jejím rychlejším vokálním vývoji stěžejní.

8. Diskuse

8.1 Diskuse o výsledcích mapování repertoáru a vývoje vokalizace papoušků šedých

8.1.1 Kategorizace repertoáru

Výsledky ukázaly, že je možné rozeznat a vytvořit kategorie volání i u mládřat papoušků šedých do 3 měsíců věku. Na počátku jsme neočekávaly, že bude mláděcí repertoár stejně rozsáhlý jako u dospělých jedinců (např. Kůrková, 2011, May, 2004) a spíše jsme předpokládaly, že mládřata, především v prvních týdnech, produkují nanejvýše dva typy zvuků. Z našich dat vyplývá, že ptáčata papoušků šedých skutečně nemají tak široký repertoár jako dospělí jedinci, ale již od vylíhnutí u nich hraje vokalizace velmi zásadní roli. Pomocí vizuálně akustické analýzy jsme podle kritérií délky zvuku, opakování sekvencí a míry jeho šumivosti vytvořily pět hlavních kategorií volání mládřat papoušků šedých. Jedná se o žadonění, pípání, trylky, vrzy a hybridní vokalizace. Tyto větší kategorie jsme poté dále rozdělily na podkategorie podle kritérií: počet nejvyšších frekvenčních vrcholů; kolísání frekvence; klesající či stoupající tendenci; rozsah frekvence, který zvuk pokrývá; čistotu nebo naopak šumivost a opakování vzorců. Nejfrekventovaněji užívanou kategorií vokalizace napříč týdny i budkami jsou, podle dat ze systematického vzorku, vrzy, nejméně užívané jsou naopak hybridy.

Jako první volání, která mládřata papoušků produkují, bývá v literatuře uváděno žadonění (Berg et al, 2013; Brittan-Powell et al., 1997; Hall et al., 1997) A proto jsme předpokládaly, že podobné volání najdeme i u našeho zkoumaného vzorku. Žadonění (o jídlo) je volání pojmenované dle situace, ve které ho mládřata používají. Po analýze našich dat jsme skutečně takové volání objevily i u mládřat papoušků šedých. Žadonění papoušci produkovali už v prvních dnech. Hall et al. (1997) u andulek popsali nejranější žadonění jako vrozené krátké zvuky, které jsou tvořeny jedním segmentem nebo opakujícími se segmenty, přičemž častější jsou volání pouze s jedním segmentem. Verze s více segmenty byly obvykle kratší než 250 ms a šlo o úseky, kde se opakovaly 2-3 segmenty. Kolem dvou týdnů věku se žadonění u andulek prodlužují a opakují se už 3-4 segmenty. Brittan-Powell

et al. (1997) u andulek ve čtvrtém týdnu popsali takzvané „vzorované žadonění“ (patterned food-begging), které je individuálně rozlišitelné a opakuje se u nich vzorce ve změnách frekvence. Žadonění, které jsme vyzorovaly u papoušků šedých je podobné jako zde popsané žadonění andulek, ale má obvykle mnohem delší trvání (v průměru kolem 3 minut nepřetržitě). Již zmínění autoři příliš neuvádějí podrobnější strukturální rozlišení žadonění, Hall et al. (1997) se pouze zmiňují o žadonění do tvaru „obráceného U“ nebo „opakujícího se W“. V našem vzorku se kategorie žadonění postupem času nejvíce proměňovala, a proto u ní bylo rozlišeno jedenáct podkategorií (M, obrácené U, klesající, stoupající, vlnky, hybridní, šumové, šum klesající, šum-vlnky, šum-kvokavé a šum-fleky). V první polovině týdnů dominují podkategorie tonální, ve druhé polovině týdnů naopak podkategorie šumové. V obou budkách je to v druhé polovině týdnů především podkategorie šumu a šumových fleků. Dominance podkategorie šumových fleků také ukazuje na to, že žadonění již není tak výrazné.

Pípání je typem volání, které se v našich datech také objevuje již v prvních dnech. Jedná o tišší, jednorázové zvuky, které nebývají delší než 500 ms, čímž se většinou odlišují, jak od trylků, tak od žadonění. U pípání jsme v průběhu týdnů rozlišily sedm podkategorií (rovné, vlnky, obrácené U, stoupající, klesající, fleky a vertikální). V první polovině týdnů se objevují především podkategorie rovné, vlnky, stoupající a klesající. V druhé polovině týdnů dominuje především v budce Kaima podkategorie fleků, v budce Jariña v tomto období také dominují, ale spíše až od 9. týdne a ne tak výrazně. V posledním pozorovaném týdnu se vzácně objevuje pípání s vertikální podobou, které již zní hvízdavě a mohlo by se jednat o zvuky, které jsou již sociálně naučené. Podkategorie dominující v prvních týdnech mají podobu linií, naproti tomu flekové pípání je pouze bodové. Vertikální pípání má znovu podobu linií a je tvořeno více než jednou linií, je tak možné, že se jedná o nejkompexnější podobu pípání.

Při určování a analyzování kategorie pípání se především v druhém a dalším týdnu objevovaly zvuky, které byly delší a ve své struktuře komplexnější než pípání, a proto byla pro takové zvuky vytvořena samostatná kategorie trylků. U trylků jsme popsaly celkem šest podkategorií (M, vlnky, stoupající, klesající, flek a vertikální). Stoupající, klesající i flekové trylky se objevují spíše ve druhé polovině týdnů. Trylky mají zpočátku podobu linií a jsou tonální, s přibývajícím týdnem se k liniím přidává různá míra šumu. Vertikální trylky jsou, podobně jako u pípání, v repertoáru vzácné a objevují se až v posledním týdnu. Poslechově také zní komplexněji a tonálněji. Připomínají stoupající trylky, ale objevuje se v nich určitý

šum, takže je možné, že aby mohly přijít tyto komplexní trylky, musel repertoár nejprve projít fází, kdy byly trylky spíše šumové.

Základní charakteristikou vrzů je, že jsou spíše šumové, tedy nemají jasně daný vrchol frekvence. Zvuk se na spektrogramu zobrazuje ve všech zobrazovaných frekvencích nebo v jejich větší části a postrádá melodickou konturu. Kategorie vrzů sestává z pěti kategorií (šum, šum-vlnky, šum-rovné, šum-vertikální a šum flek). V prvních dvou týdnech nejsou příliš výrazné. Dominantní podkategorií je především samotný šum a to především v první polovině týdnů. V druhé polovině týdnů se v obou budkách dostávají do popředí šumové fleky. Šumové fleky jsou v podstatě totéž co šum, ale akustická energie pokrývá jen omezený frekvenční rozsah. V této době zároveň ubývá šumové podkategorie. Může se tak jednat o postupný přechod mezi vrzavějšími vokalizacemi a vokalizacemi tonálnějšími. Dominance vrzavých zvuků od 5. týdne a jejich zařazování do sekvencí ztěžuje celou kategorizaci, protože tyto sekvence mají občas kvalitu trylků, pípání i vrzů zároveň. Například od 9. týdne vrzavé zvuky nabývají větší melodičnosti a je složitější rozlišit zvuky trylkové a zvuky vrzavé.

Hybridní volání nebyla rozdělována do podkategorií. Jedná se o kategorii na pomezí vrzů a pípání/trylků. Do této kategorie jsme zařazovaly nerozdělitelné zvuky, které nebylo možné jednoznačně zařadit ani do jedné z ostatních kategorií.

Rozřazování do kategorií, na základě spektrogramů a poslechu nemusí být zcela objektivní, i přesto že rozřazování probíhalo na základě stanovených kritérií. Některé zvuky se se svým parametry vyskytovaly na hranici jednotlivých kategorií a podkategorií a rozřazení podobných hraničních případů bylo alespoň částečně ovlivněno subjektivním hodnocením. K vyvážení subjektivity hodnocení mělo přispět vytvoření dvou vzorků (nesystematického a systematického) a také rozřazení náhodného testovacího vzorku nezávislou hodnotitelkou.

Rozřazení náhodného testovacího vzorku nezávislou hodnotitelkou ukázalo, že nejproblématictějšími kategoriemi jsou kategorie hybridů a trylků. Kategorie hybridů nedosáhla úrovně shody ani na úrovni pravděpodobnosti. Jedná se o kategorii poměrně specifickou a je možné, že nebylo v pokynech příliš srozumitelné, čím se tato kategorie vyznačuje. U této kategorie je důležité řídit se především pomocí spektrogramů, což hodnotitelka příliš nevyužívala. Kategorii trylků, která již měla shodu nad úrovní pravděpodobnosti, hodnotitelka často zaměňovala s pípáním a vrzy. To mohlo být

způsobeno skutečností, že trylky jsou především v prvních týdnech velmi podobné pípání a při jednorázovém poslechu je těžké je rozlišit. Naopak v pozdějších týdnech jsou více vrzavé, a proto je mohla hodnotitelka zařadit do vrzů. Hodnotitelka navíc nebyla informována o tom, jakým způsobem se repertoár vyvíjí, aby její hodnocení bylo co nejméně ovlivněné mými zjištěními, takže změny mohly být matoucí. Kategorie pípání a vrzů se ukázaly být poměrně spolehlivé. Nejspolehlivější kategorií je žadonění, které mělo dobrou shodu, a to i přesto, že hodnotitelka neměla k dispozici video a nemohla ověřovat situace žadonění. Kromě toho neměla hodnotitelka k dispozici ani Sound Forge Pro 11 a zvuky hodnotila především na základě jednorázového poslechu.

8.1.2 Ontogeneze repertoáru papoušků šedých a její individuální odlišnosti

Po ustavení kategorií bylo naším dalším cílem vypořádat vývoj repertoáru v čase. Ve vývoji repertoáru jsme skutečně vypořádaly změny. Repertoár se postupně rozšiřuje zpočátku především o šumové zvuky a ubývá čistých podkategorií. Ke konci sledovaného úseku naopak zase přibývá trylkových zvuků. To se shoduje s pozorováním, které učinili Schwing et al. (2002) u papoušků nestor kea, kde jsou u mladších jedinců typické skřípavé zvuky, které nejsou obvyklé u starších jedinců, pro něž jsou typičtější zvuky pískavé. V tomto kontinuálním vývoji jsme rozlišily pět fází, které se poměrně shodují s klasifikací vývoje repertoáru andulek u Halla et al. (1997). Nejprve převažuje úzkostná vokalizace s pravidelně se opakujícími segmenty. Ta se dále proměňuje, segmenty už nejsou tak pravidelné a repertoár se rozšiřuje. V dalších týdnech nastává přechodné období vrzavých vokalizací a později hybridních vokalizací. V posledních týdnech některé vokalizace již připomínají vokalizace dospělé. Největším rozdílem od kategorizace andulek je především poslední fáze. Hall et al. (1997) charakterizují vrchol vokálního vývoje prvním kontaktním voláním jakožto první naučenou sociální vokalizací. My jsme v repertoáru mlád'at žako Kongo nerozeznaly žádná kontaktní volání a ani si nejsme jisté, jestli je dospělí jedinci mají, ačkoli je někteří autoři papouškům šedým přisuzují (např. Giret, 2012; May 2004). Mohly jsme tak pouze usuzovat na základě poslechu a zvukové podobnosti mláděcí vokalizace s vokalizací dospělou.

Fáze vývoje vokalizace papoušků byly vytvářeny především za účelem srovnávání s dětskou vokalizací a je třeba je brát s rezervou, protože vývoj repertoáru papoušků šedých je, dle našich dat, kontinuální a neskokový.

Ve vývoji repertoáru jsme zaznamenaly také drobné individuální odlišnosti. Samička Jaríňa vykazovala dřívější nástup vokalizace, která je více podobná dospělému repertoáru a její žadonění také ustupovalo dříve, než tomu bylo u Kaimy. Rozdíl mohl nastat z několika důvodů. Samička Jaríňa mohla mít od počátku lepší kognitivní a vokální předpoklady než Kaima, což předurčilo její rychlejší postup. Svůj vliv mohla mít i skutečnost, že Jaríňa neměla žádné sourozence, byla v budce spíše sama a měla více možností si o samotě procvičovat, a proto zvládla přechod rychleji. Existuje také možnost, že data mohla být kamerou nesprávně označena a Jaríňa byla starší, než se v datech jeví.

Možnosti zkoumání individualit z dat, která jsme měly k dispozici, byly značně omezené. Porovnávat mláďata bylo možné až od sedmého týdne, a proto nemáme celistvý obrázek o tom, zda se rozdíly mezi samičkami objevovaly již dříve. Ačkoliv byly ve zkoumaném vzorku i samci, nebylo možné je v jedné budce rozlišovat, a proto jsme nemohly zjistit, zda jsou nějaké rozdíly ve vývoji repertoáru mezi samci a samičkami.

8.1.3 Určování kontextů vokalizace

Při mapování repertoáru bylo v omezených prostorách budek vyzorováno několik situačních kontextů. Nejhojněji pozorovanými kontexty byly žadonění a brumlání, které je spojeno s očistou.

Žadonění je jedinou situací, se kterou je spojená specifická vokalizace, která je po ní také pojmenována. Žadonění má u papoušků šedých stejnou funkci jako u dalších ptáků, tedy vyvolává pečující chování rodičů. U všech druhů papoušků však zřejmě nebude zcela totožné. Od žadonění andulek, jak jej popisují Brittan-Powell et al., (1997) a Hall et al., (1997) se žadonění papoušků šedých odlišuje ve své struktuře. Kromě toho jsou mláďata papoušků šedých postupem času při žadonění fyzicky aktivnější, stejně jako andulky, ale nelze tvrdit, že by jejich žadonění postupem času nabíralo na intenzitě. Tito autoři (Brittan-Powell et al., 1997 a Hall et al., 1997) také popisují přechod andulek od žadonění k prvním kontaktním voláním. Vzhledem k tomu, že jsme v repertoáru mláďat papoušků šedých neoznačily žádné volání jako kontaktní, nemohly jsme posoudit ani tento posun. Dle našich dat má žadonění tendenci se v posledních sledovaných týdnech (především 10. a 11.) vytrácet, ale nemizí zcela. Nebyly jsme ani schopny určit, zda je žadonění prekurzorem pro nějaký jiný typ volání. Je možné, že se žadonění v dalších týdnech vytrácí úplně, ale podle postupného trendu proměny repertoáru se zdá, že žadonění papoušků šedých nebude

nahrazeno jiným typem volání a nesdílí tak trend, který byl pozorován u papoušičků vrabčích a andulek (Berg et al, 2013; Brittan-Powell et al. 1997).

Žadonění zde připisujeme spíše funkci signalizace potřeby než funkci kompetitivní. Kompetice mezi mládřaty se zdála být minimální a samička Jaríňa, která byla sama, žadonila s podobnou intenzitou jako ostatní mládřata. Na druhou stranu z dat vyplývá, že její žadonění se dostalo do ustupující fáze dříve než u Kaimy. Je proto možné, že Kaima v 9. týdnu ještě více žadonila proto, že s ní byli její bratři a polevila až v 10. týdnu, kdy tam již celý týden nebyly. Nicméně jsme neměly k dispozici data z prvních týdnů Jaríni a nebylo tak možné porovnat, jak intenzivní bylo v této době její žadonění. V budce Kaima navíc nemáme jistotu, nakolik mládřata žadonila přes sebe. Nabízí se také přisouzení funkce signalizace na dálku a spolupráce, neboť mládřata žadonila i před příchodem rodiče do záběru. Je ale možné, že mládřata rodiče viděla už dříve, než jej bylo možné spatřit kamerou. Jedinou skutečně ověřenou funkcí žadonění u mládřat papoušků šedých tak zůstává signalizace potřeby krmení a péče.

Druhou nejčastěji pozorovanou vokální situací bylo brumlání, které bylo často spojené s kontextem očisty. Není zcela možné určit, zda má tato vokalizační situace nějakou konkrétní funkci, (například paralelní k vokální hře) nebo zda se jedná pouze o náhodnou změň zvuků. Avšak vzhledem k tomu, že se jedná o jeden z nejhojnějších kontextů, který se vyskytoval v obou budkách ve společnosti i ve chvílích samoty, předpokládáme, že toto vokalizování má vliv na další vývoj repertoáru a nejedná se pouze o způsob, jakým mládřata zaplňují volnou chvíli. Konkrétně se zdá, že se jedná o procvičování repertoáru a vokálního ústrojí jako celku, protože mládřata nejenže zapojovala všechny vokální kategorie, které v danou dobu dokázala vyprodukovat, ale také vrzala zobákem a zřejmě profukováním vzduchu skrze zobák vytvářela zvuk, který zde označujeme jako smrkání.

Z ostatních kontextů je možné usoudit, že by mládřata mohla produkovat i specifickou hlučnou vrzavou vokalizaci při pocitu frustrace nebo nepohodlí.

8.2 Diskuse o výsledcích komparace vývoje vokalizace papoušků šedých a rané dětské vokalizace

Ze srovnání vyplývá, že mezi lidmi a papoušky šedými existují podobnosti také na úrovni vokálního vývoje. U obou porovnávaných skupin hraje v počátcích vývoje primární roli úzkostná vokalizace, která má nejprve jednoduché melodické a později komplexní

melodické vzorce. U obou dochází k postupnému rozšiřování repertoáru o další vrozené vokalizace. Dalšími stupni jsou dva přechodové úseky, úsek nezralé přechodové vokalizace a úsek vyzrálé přechodové vokalizace, kdy už nastupují vokalizace, které vedou k dospělému repertoáru. O spojitosti dětského žvatlání s nástupem řeči se již nepochybuje (Oller et al, 1999; Snow a McGaha, 2002 s. 173; Stark, 1980), u papoušků šedých to tak jisté není, ale vokalizace, především v pozdější přechodové fázi (4. fáze), jsou na pomezí vrzavých a trylkových zvuků a pomyslným cílem vývoje by měla být dospělá vokalizace. Přičemž dospělá vokalizace, která se ozývala zvenčí, byla především trylková a hvízdavá s občasnou příměsí vrzavé vokalizace. V posledním kroku, kdy děti přechází k prvním slovům, papoušci produkují téměř dospělé vokalizace. V poslední fázi není paralela jednoznačná, protože u papoušků nemáme přesně stanovenou hranici, kam by papoušci měli ve svém vývoji dospět. Nebylo ani možné naplno využít modelu Halla et al. (1997), kteří charakterizují poslední fázi u andulek jako přechod k sociálně naučeným vokalizacím, právě kvůli absenci kontaktního volání u našich papoušků šedých.

Komparace vývoje vokalizace papoušků šedých a rané dětské vokalizace byla postavena na srovnávání stádiových modelů. Bylo by možné namítnout, že byly uměle vytvořeny právě k účelu srovnávání, a podle toho také vypadají výsledky. Avšak paralely ve struktuře a vývoji vokalizace lidí a ptáků již byly zkoumány a postulovány mnohem dříve nehledě na modely stádiového vývoje. Ačkoliv má metoda srovnávání stádiových modelů své nedostatky, ukazuje podobnosti, ale i rozdíly, je zavedenou metodou a je možné pomocí ní nahlédnout a porovnat celý mapovaný vokální vývoj.

Papoušky a děti zřejmě také spojuje fenomén vokální hry. První myšlenku tohoto fenoménu u papoušků přinesla Pepperberg a byla přesvědčená, že se vyskytuje v jejich přirozeném repertoáru a také je možné ji objevit i u jiných druhů (Pepperberg, 1999 s. 212). Naše interpretace papouščího brumlání a srovnání s vokální hrou se zakládá na pozorování kontextu užívání vokalizací a vokální hra, popřípadě sociální a soukromý monolog, se nabízí jako jedna z možností vysvětlení situace, kdy mláďata vokalizují a nepřichází žádná odpověď nebo bezprostřední reakce. Na základě našich dat však nemůžeme s jistotou potvrdit, že se skutečně jedná o vokální hru, podobnou té, jaká byla pozorovaná u dětí.

8.3 Limity práce

Výsledky uvedené v této práci vycházejí ze studia vzorku čítajícího čtyři jedince papoušků šedých, přičemž přibližně třetina dat byla pořízena pouze od dvou jedinců. Jedná se tedy spíše o případovou studii a případnou generalizaci na celou populaci papoušků šedých je nutné dělat s opatrností.

8.3.1 Limity dat

Datový soubor, který byl pro tuto práci k dispozici, nebyl zcela komplexní a nahrávky nedosahovaly nejvyšší kvality. V šestém týdnu v budce Kaima a v jedenáctém týdnu v budce Jariňa jsme měly k dispozici méně dat, než v ostatních týdnech. V prvním případě byla situace způsobena přesunem techniky z jedné budky do druhé a ve druhém případě se jedná o úplný konec nahrávaného úseku. Nevyrovnanost množství dat mezi jednotlivými dny jsme částečně vyřešily použitím systematického vzorku. Používaná kamera byla citlivá na velmi hlasité zvuky a vzhledem k tomu, že byla upevněna na stropě budky, pokaždé když dospělí papoušci lezli dovnitř nebo vylézali ven z budky, vytvářeli hluk, který přehlušil možné vokalizace mláďat. Ačkoliv byla kamera zevnitř, vokalizace dospělých papoušků byla natolik hlasitá, že ji kamera zachytila, a mláděcí vokalizace byla tímto znehodnocená. Na druhou stranu to, že kamera dokázala zachycovat zvuky zvenku, dovolilo zmapovat některé situace, které se děly mimo záběr vně budky. Poměrně často se stávalo, že se některé zvukové části nahrávek dostávaly do smyčky a nahrávka se tak znehodnotila. V lepším případě bylo možné smyčky vystříhnout, pokud ne, bylo nutné nahrávky vyřadit. Kamera sama vytvářela pětiminutové datované úseky, čas od času se však zopakoval stejný časový úsek, z čehož plyne, že časy nemusely být vždy přesné. Klasifikaci dat to ale příliš neovlivnilo, neboť nejmenší časovou jednotkou, která byla v této práci zohledňována, byly hodiny, takže posunutí pětiminutového časového úseku nazpět nemělo zásadní význam. Data byla sbírána v úseku 1. – 11. týdne věku papoušků a je možné, že po 11. týdnu přichází ještě další posun k dospělé vokalizaci.

8.3.2 Limity metodologie

Cílem práce bylo zmapovat ontogenezi přirozené vokalizace papoušků šedých a její srovnání s vývojem rané vokalizace u dětí. Samozřejmě je otázkou, nakolik je v daném prostředí vokalizace mláďat opravdu přirozená. Touto otázkou se ale nemusíme nutně

zabývat, protože ačkoliv by se mlád'ata mohla některé zvuky učit od člověka a mohla by být ovlivněna laboratorním prostředím, čistá vokalizace papoušků šedých není zcela dostupná ani ve volné přírodě. Neboť tam jsou papoušci zase ovlivňováni jinými ptačími druhy a přejímají i některé jejich vokalizace (May, 2004 s. 18).

Limity analýzy nahrávek spočívaly především v tom, že papouškům nebylo na nahrávkách vždy vidět na zobák, a tudíž nebylo možné u každého zvuku přesně určit, kdo z mlád'at zvuk vydal. To znemožnilo zahrnout do analýzy širší rozlišování individualit v rámci budky, kde byla Kaima a její bratři. Dále někdy vokalizování mlád'at překryla vokalizace dospělých nebo hluk z okolí a mláděcí vokalizaci poté nebylo možné v záznamu rozlišit, což společně s nepřehledností situace v budkách způsobovalo na rovině metodologie potíže zejména v pozdějších týdnech, kdy už je mláděcí vokalizace velmi podobná dospělé vokalizaci. Ve chvíli, kdy mláděti nebylo vidět na zobák a vydávalo vokalizaci podobnou dospělé, bylo velmi obtížné určit, zda bylo původcem vokalizace mládě či dospělý jedinec a to dokonce i v případě, byli-li dospělí vně budky.

U srovnání s dětským preverbálním vývojem spočívají limity především v tom, že se u dětí nejednalo o naše vlastní data, ale o již popsaná stádia. Jedná se tak především o srovnání teoretických modelů.

8.4 Podněty pro další výzkum

Pro budoucí výzkumy se nabízí další studium repertoáru papoušků šedých od věků dvanácti týdnů a později. Pokud by další výzkum probíhal na stejných jedincích, bylo by možné doplnit poznatky o tom, zda mláděcí vokální ontogeneze vrcholí ve zkoumaných jedenácti týdnech či až později. Dalším zajímavým tématem je žadonění a jeho postupné mizení z repertoáru papoušků šedých. Mizí žadonění z repertoáru papoušků šedých postupem času úplně nebo se zachovává v redukované formě a v dospělosti plní určitou funkci, například při krmení mezi partnery? Je možné, že je žadonění u papoušků šedých prerekvizitou pro některé volání dospělých jedinců jako je tomu v případě andulek? Omezení přehlednosti našich dat nám znemožnilo věnovat se do hloubky rozlišení individuality během vokálního vývoje. Pro další studie se tak nabízí zjistit, zda existují individuální rozdíly v raném vokálním vývoji papoušků šedých a zda je možné pozorovat rozdíly mezi samci a samičkami. Další podněty se týkají fenoménu vokální hry. Je zde určené brumlání skutečně možné považovat za jev podobný dětské vokální hře? Bylo by

možné ho u papoušků studovat detailněji, ať už na přirozeném repertoáru nebo na hláskách pocházejících z lidských jazyků? Pokud papoušci skutečně používají vokální hru, pomáhá jim v jejich sociálním učení? To jsou otázky, které tato práce nedokázala zodpovědět a není zcela jisté, jestli je vůbec možné tento fenomén u papoušků nějakým způsobem zkoumat.

Mnoho nejasností nadále panuje v samotném vývoji dětské vokalizace, a ačkoliv jsou určité tendence poznatky sjednotit, stále neexistuje jasná shoda na tom, které vokalizace jsou ve vývoji stěžejní. Ve studiu v oblasti konvergence vokálního vývoje ptáků a lidí je mnoho nezodpovězených otázek především na neurální úrovni. Pokud se podaří zjistit více poznatků o nervových základech vokálního vývoje, poté snad bude možné přesně určit blízkost vokálního vývoje u ptáků, lidí i ostatních savců.

9. Závěr

V repertoáru papoušků šedých do 11. týdnu věku se nám podařilo identifikovat několik kategorií volání a popsat postupné změny v jejich vokálním repertoáru v tomto období. U mláďat jsme popsaly žadonící vokalizaci, ale nezaznamenaly jsme volání, které by mohlo být označeno za kontaktní, proto nevíme, zda žadonění hraje nějakou roli při získávání ať už kontaktních nebo dalších volání. Vpozorovaly jsme také několik vokalizačních kontextů. Kontexty vokalizací neodpovídaly kontextům pozorovaným u dospělých jedinců, zřejmě také kvůli nedostatku prostoru. V ontogenezi vokálního repertoáru jsme zjistily jen drobné individuální odlišnosti.

Popsání raného vokálního vývoje papoušků šedých nám dovolilo posléze jej porovnat s ranou ontogenezi dětských vokalizací. Ve vývoji jsme objevily několik paralel počínaje nejranějšími úzkostnými vokalizacemi, přes nabývání komplexity vrozených vokalizací, rozšíření repertoáru a přes fáze přechodných vokalizací až k vyzrálým, téměř dospělým, vokalizacím. Mezi dětmi a papoušky šedými jsme také objevily zajímavé podobnosti týkající se procvičování vokálního traktu a nových zvuků. Toto zjištění by mohlo být podnětné pro další výzkumy.

Literatura

Araújo de, Carlos B. et al. 2011. Vocal Repertoire of the Yellow-Faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*). *The Wilson Journal of Ornithology* 123 (3), s. 603–608.

Amuno, John B. et al. 2010. SOME OBSERVATIONS ON NESTING AFRICAN GREY PARROTS, *Psittacus erithacus*, IN UGANDA. *Rivista Italiana di Ornitologia* 80 (1), s. 57–59.

Bachorowski, Jo-Anne et al. 2001. The acoustic features of human laughter. *Society of America* 110 (3) s. 1581-1597.

Blanchard, Sally 1997. The Parrot to Human Bond. *afa WATCHBIRD* 24 (1), s. 32-37.

Beckers, Gabriël 2011. Bird Speech Perception and Vocal Production: A Comparison with Humans. *Human Biology* 83 (2), s. 191-212.

Berg, Karl S. et al. 2011. Contact calls are used for individual mate recognition in free-ranging green-rumped parrotlets, *Forpus passerinus*. *Animal Behaviour* 81, s. 241-248.

Berg, Karl S. et al. 2012. Vertical transmission of learned signatures in a wild parrot. *Proceedings of the Royal Society B* 279, s. 585–591.

Berg, Karl S. et al. 2013. Factors shaping the ontogeny of vocal signals in a wild parrot. *The Journal of Experimental Biology* 216, s. 338-345.

Bradbury, Jack W, et al. 2001. GEOGRAPHICAL VARIATION IN THE CONTACT CALLS OF ORANGE-FRONTED PARAKEETS. *Current Zoology* 58 (5), s. 727-740.

Bradbury, J. W. 2003. Vocal communication in wild parrots. In: *Animal Social Complexity: Intelligence, Culture and Individualized Societies*. DeWaal, F. B. M. a Tyack, P. L. (Eds.) Harvard University Press, Cambridge Massachusetts, s. 293-316.

Brittan-Powell, Elizabeth F. et al. 1997. Vocal Development in Budgerigars (*Melopsittacus Undulatus*): Contact Calls. *Journal of Comparative Psychology* 11 (3), s. 226-241.

Bryant, Gregory A. a Aktipis, Athena C., 2014. The animal nature of spontaneous human laughter. *Evolution and Human Behavior* 35, 327-335.

Buhrman-Deever, Susannah. C. et al. 2008. Individual recognition and selective response to contact calls in foraging brown-throated conures, *Aratinga pertinax*. *Animal Behaviour*, 76 (5), 1715-1725.

Byrne, Richard W. A Bates, Lucy A. 2007. Sociality, Evolution and Cognition. *Current Biology* 17, R714-R723.

Catchpole, C. K., a Slater, P. J. B. 2008. *Bird song: Biological Themes and Variations: Second Edition*. Cambridge: Cambridge University Press.

Chappell, Mark A., Andrew G. a Bachman, Gwendolyn C. 2002. Energetic Costs of Begging Behaviour. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 127–141.

Chapman, C. A., et al. 1989. Variability in Parrot Flock Size: Possible Functions of Communal Roosts. *Condor* 91, s. 842-847.

Chomsky, Noam 1968. *Language and Mind*. New York: Hartcourt Brace Jovanovich.

Caulfield, Rick 2002. Babytalk: Developmental Precursors to Speech. *Early Childhood Education Journal* 30 (1), s. 59-62.

Clark, Eve V. 1995 Language acquisition: The lexicon and syntax. In J. L. Miller a P. D. Eimas (Eds.), *Handbook of perception and cognition (2nd ed)*, vol. 11: *Speech, language, and communication*. New York: Academic Press, s. 303-337.

Colbert-White, Erin N. et al. 2014. Where Apes and Songbirds Are Left Behind: A Comparative Assessment of the Requisites for Speech. *Comparative Cognition & Behavior Reviews* 9, s. 99-126.

Duckworth, Amanda et al. 2009. Functional characterization of begging calls in Thin-billed Prions *Pachyptila belcheri* chicks. *Acta Ornithologica* 44 (2), s. 127-137.

Egnor, Roian S. E. a Hauser, Marc 2004. A paradox in the evolution of primate vocal learning. *TRENDS in Neurosciences* 27 (11), s. 649-654.

- Eniang, Edem. A., et al. 2008. A Survey of African Grey Parrots (*Psittacus erithacus*) Trade and Trafficking in. *Ethiopian Journal of Environmental studies and management*, 1 (2), s. 68-73.
- Evans, C. S. a Evans, L. 1999. Chicken food calls are functionally referential. *Animal Behaviour*, 58, s. 307–319.
- Fant, Gunnar 1971. *Acoustic theory of speech production*. Haag, Nizozemsko: Mouton.
- Fitch, Tecumseh W. 2000. The Evolution of Speech: A Comparative Review. *Trends in Cognitive Sciences* 4 (7), s. 258-267.
- Foote, Andrew D. et al. 2006. Killer whales are capable of vocal learning. *Biology letters* 2, s. 509-512.
- Gilardi, James D. a Munn, Charles A. 1998. Patterns of Activity, Flocking and Habitat Use in Parrots of the Peruvian Amazon. *The Condor* 100, s. 641-653.
- Giret, Nicolas et al. 2012. Context-related vocalizations in African Grey Parrots (*Psittacus erithacus*). *acta ethologica* 15 (1), s. 39-46.
- Glasse, Barb a Forbes, Scott 2002. Begging and Asymmetric Nestling Competition. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 269–281.
- Godfray, H. Charles J. 1991. Signalling of need by offspring to their parents. *Nature* 352, s. 328-330.
- Goldstein, Michael H. a Schwade, Jennifer A. 2008. Social feedback to infants' babbling facilitates rapid phonological learning. *Psychol Sci.* 19 (5), s. 515-523.
- Hall, William S. et al. 1997. Audio-Vocal Learning in Budgerigars. *Annals of the New York Academy of Sciences* 807, s. 352-367.
- Harris, Judith. R. 1995) Where is the child's environment? A group socialization theory of development. *Psychological review*, 102 (3), s. 458-489.
- Hartup, Wilard W. 1989. Social relationships and their developmental significance. *American Psychologist*, 44 (2), s. 120-126.

Haskell, David G. 2002. Begging Behaviour and Nest Predation. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 163–172.

Hauser, M. D. a Marler, P. 1993. Food associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): I. Socioecological factors influencing call production. *Behavioral Ecology*, 4, s. 194–205

Hobson, Elizabeth A. et al. 2014. The Socioecology of Monk Parakeets: Insights into parrot social complexity. *The Auk: Ornithological Advances*, 131 s. 756-775.

Horn, Andrew G. a Leonard, Marty L. 2002. Efficacy and the Design of Begging Signals. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 127–141.

Hsu, Hui-Chin et al. 2000. Infant Vocal Development during the First 6 Months: Speech Quality and Melodic Complexity. *Infant and Child Development* 9, s. 1-16.

Hsu, Hui-Chin a Fogel, Alan. 2001. Infant Vocal Development in a Dynamic Mother-Infant Communication System. *INFANCY*, 2 (1), s. 87-1099.

Janik, Vincent M. a Slater, Peter J. B. 2000. The different roles of social learning in vocal communication. *Animal Behaviour*, 60, s. 1-11.

Janik, Vincent M. 2014. Cetacean vocal learning and communication. *Current Opinion in Neurobiology* 28, s. 60-65.

Jarvis, Erich D., 2004. Learned Birdsong and the Neurobiology of Human Language. *Ann N Y Acad Sci*. 1016, s. 749-777.

Jarvis, Erich D., 2006. Selection for and against vocal learning in birds and mammals. *Ornithological Science* 5 (1), s. 5-14.

Johnstone, Rufus A. a Godfray, H. Charles J. 2002. Models of Begging as a Signal of Need. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 1–20.

Kilner, Rebecca M. 2002. The Evolution of Complex Begging Displays. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 87–106.

Kindermann, Thomas. A., 1993. Natural Peer Groups as Contexts for Individual Development: The Case of Children's Motivation in School. *Developmental Psychology*, 29 (6), s. 970-977.

Kondo, Noriko a Watanabe, Shigeru 2009. Contact calls: Information and social function. *Japanese Psychological Research* 51 (3), s. 197-208.

Konopka, Genevieve a Roberts, Todd. F. 2016. Insights into the Neural and Genetic Basis of Vocal Communication. *Cell*, 164 (6), s. 1269-1276.

Krebs, Elizabeth A. 2002. S Sibling Competition and Parental Control: Patterns of Begging in Parrots. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 319–336.

Kroodsma, Donald E., a Miller, Edward 1996. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Ithaca, New York: Cornell University Press.

Kůrková, Petra. *Repertoár a specifika vokalizace papouška žako šedého (Psittacus erithacus)*. Praha, 2011. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze. Fakulta humanitních studií.

Kuczaj, S. A. 1983. *Crib speech and Language Play*. New York: Springer-Verlag.

Kuhl, Patricia K., 1994. Learning and representation in speech and language. *Nature Reviews Neuroscience* 5, s. 831-843.

Kuhl, Patricia K., 2004. Early language acquisition: cracking the speech code. *Current Opinion in Neurobiology*, 4, s. 812-822.

Kuhl, Patricia K., 2010. Brain Mechanisms in Early Language Acquisition. *Neuron* 67, 713-727.

LaGasse, Linda et al. 2005. Assessment of infant cry: acoustic cry analysis and parental perception. *Developmental Disabilities Research Reviews*. 11 (1) s. 83-93.

Lenneberg. Eric H. 1967. *Biological foundations of language*. New York: Wiley.

Lieberman, Philip 2007. The evolution of human speech; Its Anatomical and neural bases. *Current Anthropology*. 48 s. 39-66.

Liu, Wan-Chun et al. 2015. Vocal Matching and Intensity of Begging Calls Are Associated with a Forebrain Song Circuit in a Generalist Brood Parasite. *Developmental Neurobiology* s. 1-11 doi: 10.1002/dneu.22348.

Loewy, Joanne V. et al. 1995. The Musical Stages of Speech: A Developmental Model of Pre-Verbal Sound Making. *Music Therapy* 13 (1), s. 47-73.

Ling, Chen. 2014. On Innate Mechanisms of Language Acquisition. *Research on Humanities and Social Sciences*. 4 (28), s. 97–101.

Luschei, Lorraine O. et al. 2006. Patterns of Laryngeal Electromyography and the Activity of the Respiratory System During Spontaneous Laughter. *Journal of Neurophysiology* 96 (1), s. 442-450.

Meltzoff, A. N. 2011. Social Cognition and the Origins of Imitation, Empathy, and Theory of Mind. In U. Goswami (Ed.), *The Wiley-Blackwell Handbook of Childhood Cognitive Development* (2 ed., s. 49-75). Oxford, UK: Wiley-Blackwell

May, Diana L. *The vocal repertoire of grey parrots (Psittacus erithacus) living in the Congo basin*. 2004. Dizertační práce. The University of Arizona.

Makagon, Maja M. et al. 2008. An acoustic analysis of laughter produced by congenitally deaf and normally hearing college students. *The Journal of the Acoustical Society of America* 124 (1), s. 472–483

Nathani, Suneeeti et al. 2006. Assessing vocal development in infants and toddlers. *Clinical Linguistics & Phonetics* 20 (5), s. 351-369.

Nowicki, Stephen a Searcy, William A. 2014. The evolution of vocal learning. *Current Opinion in Neurobiology* 28 s.48–53.

Oller, Kimbrough D. et al. 1999. Precursors to Speech in Infancy: The Prediction of Speech and Language Disorders. *Journal of Communication Disorders* 32 (1999), s. 223-245.

Owren, Michael J. a Amoss, Toby R. 2014. Spontaneous Human Laughter In: Tugade, Michele M. et al. (Eds.) *Handbook of Positive Emotions*. New York: The Guildford Press, s. 159–178

Oller, Kimbrough D. a Eilers, Rebecca E. 1988. The Role of Audition in Infant Babbling *Child Development* 59 (2), s. 441-449.

Pallardy, Richard 2014. African gray parrot. *Britannica*
<http://www.britannica.com/animal/African-gray-parrot> [Navštíveno 12. 4. 2016].

Parr, Mike a Juniper, Tony 2010. *Parrots: A Guide to Parrots of the World*. New York: Bloomsbury Publishing.

Patterson, Dianne a Pepperberg, Irene M. 1994. A comparative study of human and parrot phonation: Acoustic and articulatory correlates of vowels. *Acoustical Society of America* 96 (2), s. 634-648.

Pepperberg, Irene M. 1999. *The Alex studies: cognitive and communicative abilities of Grey parrots*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Pepperberg, Irene M. 2006a. Ordinality and Inferential Abilities of a Grey Parrot (*Psittacus erithacus*). *Journal of Comparative Psychology* 120 (3), s. 205-216.

Pepperberg, Irene M. 2006b. Cognitive and communicative abilities of Grey parrots. *Applied Animal Behaviour Science* 100 (1-2), s. 77-86.

Pepperberg, Irene M. 2010. Vocal learning in Grey parrots: A Brief Review of Perception, Production, and Cross-species Comparisons. *Brain & Language* 115, s. 81-91.

Petitto, Laura A. a Marentette, Paula F. 1991. Babbling in the Manual Mode: Evidence for the Ontogeny of Language. *Science, New Series*, 251 (5000), s. 1493-1496.

Petkov, Christopher I. a Jarvis, Erich D. 2012. Birds, primates, and spoken language origins: behavioral phenotypes and neurobiological substrates. *Frontiers in Evolutionary Neuroscience*, 4 s. 1-24.

Ploog, Detlev W. 1992. The evolution of vocal communication. In: Papousek, H. et al. (Eds.) *Nonverbal Vocal Communication: Comparative and Developmental Approaches*. Cambridge: Cambridge University Press, s. 6-30.

Price, Karen et al. 2002. State-Dependent Begging with Asymmetries and Costs: A Genetic Algorithm Approach. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 21–42.

Reichmuth, Colleen a Casey, Caroline 2014. Vocal learning in seals, sea lions, and walruses. *Current Opinion in Neurobiology*. 28, s. 66-71.

Ricklefs, Robert E. 2002. Sibling Competition and the Evolution of Brood Size and Development Rate in Birds. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 283–301.

Riede, Tobias a Goller, Franz 2010. Peripheral mechanisms for vocal production in birds – differences and similarities to human speech and singing. *Brain & Language* 115, s. 69-80.

Ross, Marina D. et al. 2010. The evolution of laughter in great apes and humans. *Communicative & Integrative Biology* 3 (2), s. 191-194.

Roulin, Alexandre 2002. The Sibling Negotiation Hypothesis. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 107–126.

Scheiner, Elisabeth et al. 2002. Acoustic Analyses of Developmental Changes and Emotional Expression in the Preverbal Vocalizations of Infants. *Journal of Voice* 16 (4), s. 509-529.

Seyfarth, Robert M. et al. 1980. Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science* 4471 s. 801-803.

Seyfarth, Robert M. a Cheney, Dorothy L. 2003. Meaning and Emotion in Animal Vocalizations. *Annual New York Academy of Sciences* 1000 s. 32-55.

Snowdon, Charles T. 1993. Linguistic phenomena in the natural communication of animals. In: Roitblat et al. (Eds.) *Language and Communication: Comparative Perspectives*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates, s. 175- 194

Snow. Charles W. a McGaha, Cindy G. 2002. *Infant Development*. New Jersey: Prentice Hall.

Soler, Manuel 2001. Begging behaviour of nestlings and food delivery by parents: the importance of breeding strategy. *acta ethologica* 4 (1), s. 59-63

Stoel-Gammon, Carol a Otomo, Kiyoshi 1986. Babbling Development of Hearing-Impaired and Normally Hearing Subjects. *Journal of Speech and Hearing Disorders* 51 s. 33-41.

Stamps, Judy et al. 1989. Begging behavior in budgerigars. *Ethology* 81, s. 177-192.

Stark, Rachel E. 1980. Stages of speech development in the first year of life. In: Yeni-Komshian, Grace H, et al. (Eds.) *Child Phonology*. New York, NY: Academic Press, s. 73–92.

Swartz K. B. a Rosenblum L. A. 1981. The social context of parental behaviour: a perspective on primate socialization. In: Gubernick D. J. a Klopfer P. H. (Eds.) *Parental care in mammals*. New York: Plenum Press, s. 417–454.

Schwing, Raoul et al. 2012. Vocal repertoire of the New Zealand kea parrot *Nestor notabilis*. *Current Zoology* 58 (5), s. 727-740.

Toft, Catherine A. a Wright, Timothy F. 2015. *Parrots of the Wild: A Natural History of the World's Most Captivating Birds*. Jackson, TN: University of California Press.

Trivers, Robert L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14, s. 249-264.

Trouvain, Jürgen 2003. Segmenting Phonetic Units in Laughter. In *Proc. 15th International Conference of the Phonetic Sciences, Barcelona, Španělsko* s. 2793-2796.

Tyack, Peter L. 2008. Convergence of calls as animals form social bonds, active compensation for noisy communication channels, and the evolution of vocal learning in mammals. *Journal of Comparative Psychology* 122 (3), s. 319-331.

Wanker, Ralf 1999. Socialization in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*): how juveniles compensate for the lack of siblings. *acta ethologica* 2 (1), s. 501-514.

Wanker, Ralf et al. 1996. Socialization of Spectacled Parrotlets *Forpus conspicillatus*: the role of parents, crèches and sibling groups in nature. *Journal für Ornithologie*, 137(4), s. 447-461.

Wanker, Ralf et al. 2005. Vocal labelling of family members in spectacled parrotlets, *Forpus conspicillatus*. *Animal Behaviour*. 70 (1), s. 111–118.

Wasz-Höckert, Ole B. et al. 1968. The infant cry. A spectrographic and auditory analysis. *Clinics in Development Medicine*. 29, s. 1–42.

Wermke, Kathleen et al. 2002. Developmental aspects of infant's cry melody and formants. *Medical Engineering & Physics* 24, s. 23-28.

Wilbrecht, Linda a Nottebohm, Fernando 2003. Vocal Learning in Birds and Humans. *Mental Retardation and Developmental Disabilities Research Reviews* 9, s. 135-148.

Wilson, Sloan D. a Clark, Anne B. 2002. Begging and Cooperation: An Exploratory Flight. In: Wright, Jonathan a Leonard, Marty L. (Eds.) *The Evolution of Begging Competition, Cooperation and Communication*. New York: Kluwer Academic publishers, s. 43–64.

Zeifman, Debra. M. 2001. An ethological analysis of human infant crying: Answering Tinbergen's four questions. *Developmental psychobiology*, 39 (4), s. 265-285.